MÉMOIRE

D'ANATOMIE GÉNÉRALE

(8)

PRÉSENTÉ AU CONCOURS DE 1888

POUR LA COLLATION DES BOURSES DE VOYAGE ET AGRÉÉ PAR LE JURY

Exposé de l'état actuel de nos connaissances et observations personnelles sur la terminaison des nerfs dans les muscles lisses de la sangsue,

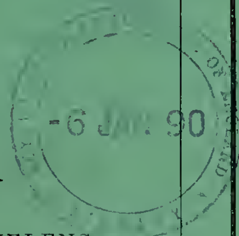
PRÉCÉDÉS DE LA

Bibliographie des travaux parus sur l'innervation des muscles lisses en général,

PAR **J. F. HEYMANS**

DOCTEUR EN MÉDECINE, CHIRURGIE ET ACCOUCHEMENTS, ANCIEN ÉLÈVE DE L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

Il faut si bien observer et décrire les choses qu'on peut les croire et comprendre sans les avoir vues.



PARIS
GEORGES CARRÉ, ÉDITEUR
rue St-André des Arts, 58

LOUVAIN
D. AUG. PEETERS-RUELENS
Éditeur, rue de Namur, 11

1889

MÉMOIRE

D'ANATOMIE GÉNÉRALE

PRÉSENTÉ AU CONCOURS DE 1888

POUR LA COLLATION DES BOURSES DE VOYAGE ET AGRÉÉ PAR LE JURY

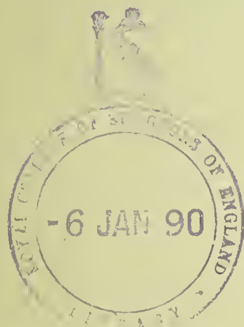
Exposé de l'état actuel de nos connaissances et observations personnelles sur la terminaison des nerfs dans les muscles lisses de la sangsue,

PRÉCÉDÉS DE LA

Bibliographie des travaux parus sur l'innervation des muscles lisses en général,

PAR **J. F. HEYMANS**

DOCTEUR EN MÉDECINE, CHIRURGIE ET ACCOUCHEMENTS, ANCIEN ÉLÈVE DE L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN



Il faut si bien observer et décrire les choses qu'on peut les croire et comprendre sans les avoir vues.

Le Mémoire qui porte l'épigraphe ci-dessus a pour objet l'étude de l'innervation des muscles lisses : dans l'introduction se trouvent consignés tous les travaux parus sur ce sujet; la lecture de ces publications me mit au courant de l'état actuel de la question. Passant du général au particulier, j'étudie cette question dans une seule espèce d'animal, qui est la sangsue : dans une première partie, j'expose les données déjà acquises sur l'innervation des muscles lisses de cet animal; dans une deuxième partie, je décris les résultats de mes recherches personnelles, et je termine en réunissant ensemble les différentes propositions que j'ai formulées d'après ces recherches et qui se trouvent éparpillées dans le corps du travail. — Le résumé de ces propositions constitue les thèses jointes à ce Mémoire d'après les prescriptions de la loi.

INTRODUCTION.

Quoique nous connaissions très peu de choses sur la terminaison des nerfs dans les muscles lisses, comme me disait M. Ranvier, quand je lui exprimais mon intention d'entreprendre cette étude, cependant le nombre des auteurs qui ont écrit sur cette question est déjà fort considérable; je les divise en différentes catégories, d'après la classe d'animaux et d'après l'organe à muscles lisses qu'ils ont examinés; j'établis ainsi la classification indiquée dans ce tableau :

TERMINAISON DES NERFS DANS LES MUSCLES LISSES.

I. — Chez les Vertébrés :

A. — *Dans les muscles lisses du tube digestif.*

1. Walter (J. G.) : Tabulæ nervorum thoracis et abdominis. Berol., 1783.
2. Wrisberg (H.A.) : De nervis viscerum abdominalium. Comment. Gœtting. Vol. 15.
3. Remak (R.) : Ueber ein selbstständiges Darmnervensystem. Berlin, 1847. II Taf.
   — : Ueber mikroskopische Ganglien an den Aesten des N. Vagus in der Wand des Magens bei Wirbelthieren. Amtlichen Bericht der Versammlung der Naturforscher u. Aerzte in Wiesbaden. 1852, p. 183.
   — : Ueber peripherische Ganglien an den Nerven des Nahrungsrohrs. Müller's Archiv. 1858, p. 189-193.
4. Meissner (G.) : Ueber die Nerven der Darmwand. Zeitschrift für rationn. Medicin. 1847, Bd. VIII, neue Folge, p. 364-366.
5. Billroth (Th.) : Einige Beobachtungen über das ausgedehnte Vorkommen von Nervenanastomosen im Tractus intestinalis. Müller's Archiv. 1858, p. 148-159, Taf. VI.
6. Reichert (C.B.) : Ueber die angeblichen Nervenanastomosen im Stratum nerveum s. vasculosum der Darmschleimhaut. Müller's Archiv. 1859, p. 530-536 ; ibid. 1860, p. 544.

7. Manz (W.) : Ueber die Ganglien und Nerven des Darms. Inaugural Dissertation. Gedruckt im : Abhandlungen der Naturf. Gesellschaft in Freiburg. 1859.
8. Hoyer (H.) : Ueber die angeblichen Nervenfaser-Endplexus im Stratum nerveum der Darmschleimhaut. Müller's Archiv. 1860, p. 543-544.
9. Kollmann (J.) : Ueber den Verlauf der Vagi in der Bauchhöhle. Zeitschrift für wiss. Zoologie. 1860. Bd. X, p. 413-449, Taf. XXIII-XXIV.
10. Krause (W.) : Anatomische Untersuchungen. Hannover, 1861, p. 64.
11. Breiter u. Frey : Zur Kenntniss der Ganglien in den Darmwand des Menschen. Zeitschrift für wiss. Zoologie. 1862. Bd. XI, p 126-135, Taf. XIV.
12. Auerbach (L.) : Ueber einen Plexus myentericus, einen bisher unbekannten ganglionervösen Apparat im Darmkanal der Wirbelthiere. Breslau, 1862. Cfr. d. Amtl Bericht üb. d. 37ste naturf. Vers. in Carlsbad, p. 202.
— : Fernere vorläufige Mittheilung über den Nervenapparat des Darmes. Virchow's Archiv. 1864. Bd. XXX, p. 457-460.
13. Schröder (P.) : Ueber die Nervenplexus im Darm des Kindes. Müller's Archiv. 1865. p. 444-468, Taf. XI.
14. Beale (H. S.) : On the ultimate Nerve-fibres distributed to muscle, etc. Proceed. of the Royal Society of London. 1865. Vol. XIV, p. 229-268.
15. Kölliker : Éléments d'histologie humaine. Paris, 2e éd. 1868. p. 518.
16. Lippmann (H.) : Die Nerven der organischen Muskeln. Berlin, 1869. Inaugural Dissertation.
17. Hénocque (A.) : Du mode de distribution et de la terminaison des nerfs dans les muscles lisses. Archives de physiologie. 1870, p. 397-408, pl. XIII-XIV.
18. Gerlach (L.) : Ueber den Auerbach'schen Plexus. Arbeiten aus dem physiol. Institut zu Leipzig. 1872.
19. Klein (E.) : Contributions to the anatomy of Auerbach's plexus in the intestine of the Frog and Toad. Quarterly Journal of microscopical science. 1873, new ser., nº 52, p. 377.
20. Thanhoffer (L.) : Beiträge zur Fettresorption u. histologische Structur der Dünndarmzotten. Pflüger's Archiv. 1874. Bd. VIII, p. 391-444, Taf. V.
21. Goniaew (K.) : Die Nerven des Nahrungsschlauches. Archiv für microsc. Anatomie. 1875, Bd. XI, p. 479-496, Taf. XVII-XVIII.
22. Löwitt (M.) : Die Nerven der glatten Muskulatur. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Wien. 1875. III Abth., Bd. LXXI, p. 355-377, mit 1 Taf.
23. Watney : On the minute anatomy of the alimentary canal. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1876. Vol. CLXVI, p. 461.
24. Fortunatow (A.) : Ueber die Fettresorption u. histologische Structur der Dünndarmzotten. Pflüger's Archiv. 1877. Bd. XIV, p. 285-293.
25. Ranvier (L.) : Leçons d'anatomie générale. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique. Paris, 1880, p. 460 et p. 481.
26. Drasch (O.) : Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues des Dünndarms im Besondere über die Nerven desselben. Sitz. d. Akad. d. Wissensch. Wien. III Abth., Bd. LXXXII, p. 168-199, mit III Taf.

27. Wolf (W.) : Die Innervation der glatten Muskulatur. Archiv f. micr. Anatomie. 1882. Bd. XX, p. 361-372, Taf. XXIV, Fig. 1-9.
28. Cacciola (S.) : Alcune ricerche sulla distribuzione dei nervi dell' intestino. Gaz. med. Ist., Prov. Ven. 1884, n° 25, con 2 tavole. Ibid. Boll. della R. Acc. med. di Roma, 1884, p. 180-181.
29. Russo-Giliberti (A.) : L'innervazione motrice dello stomaco. Archiv per le Sc. med. 1884, vol. VII, p. 291-299, con 2 tavole.
30. Kutschin : Der Nervenapparat des Darmkanals. Aus dem histologischen Laboratorium der Universität Charkow. Russ. Med. 1886, n° 30.

B. — *Dans le muscle recto-coccygien du lapin.*

1. Krause (W.) : Die Nervenendigung in den glatten Muskeln. Reichert u. du Bois-Reymond's Archiv. 1870, p. 1-8, Taf. I, fig. 1 u. 2.
2. Ranvier (L.) : Leçons d'anatomie générale. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique. Paris, 1880, p. 447 et 513-514.

C. — *Dans les muscles lisses des voies biliaires.*

1. Kölliker (A.) : Zeitschr. f. wiss. Zool., 1849, Bd. II, p. 280.
— : Éléments d'histologie humaine. Paris, 1868, 2e éd., 569-579.
2. Brucke (E.) : Contractilität der Gallenblase, 1851.
3. Tobien : De Glandularum ductibus efferentibus. Diss. inaug. Dorpat, 1853, p. 20.
4. Eberth : Zeitschr. f. wiss. Zool. XII, p. 360.
5. Popoff Mitrophan : Die Nerven der Gallenblase. Journal für normale u. pathologische Histologie herausgeg. von Bogdanowsky. 1872, Bd. VI. Sept., Taf. I. Cfr. Hoffmann u. Schwalbe's Jahresberichten. 1878. Bd. I, p. 153.
6. Gerlach (L.) : Ueber die Nerven der Gallenblase. Centralblatt f. d. medic. Wissenschaften. 1873, p. 562-564.
7. Henle (J.) : Handbuch der systematische Anatomie des Menschen. Braunschweig, 1873, Bd. II, Eingeweidelehre, p. 224-226.
8. Variot (G.) : Sur les nerfs des voies biliaires extra-hépatiques. Journal d'anatomie et de physiologie. 1880, p. 600-610, pl. XXX-XXXI.
9. Ranvier (L.) : Les membranes muqueuses et le système glandulaire. Le foie. Leçons faites au Collége de France. Journal de micrographie, 1886, t. X, p. 160, 211, 355 et 443.

D. — *Dans les muscles lisses des voies urinaires.*

1. Kölliker (A.) : Ueber die letzte Endig. d. Nerven in den Muskeln des Frosches. Würzburger naturwiss. Zeitschr. Bd. VIII, p. 109.
2. Klebs : Die Nerven der organischen Muskelfasern. Centralblatt f. med. Wiss. 1863, p. 561.
— : Ueber die Nerven der organischen Muskelfasern. Virchow's Archiv. 1865. Bd. XXXII, p. 168-198, Taf. IV, Fig. 1 u. 2, u. Taf. VI.

3. Arnold (J.) : Das Gewebe der organischen Muskeln. Leipzig, 1869. Id. Handbuch der Lehre von den Geweben von Stricker. Leipzig, 1871, Bd. I, p. 137-146.
4. Bouvin (M.G.) : Over den bouw en de beweging der Ureteren. Academisch Proefschrift. Utrecht, 1869. Id. dans Onderzoekingen gedaan in het physiologisch Laboratorium der Utrechtsche Hoogeschool. II[de] Reeks, 1868-1869.
5. Engelmann (T.W.) : Zur Physiologie des Ureter. Pflüger's Archiv. 1869, Bd. II, p. 243-293.
6. Lipmann (H.) : Die Nerven der organischen Muskeln. Inaug.-Diss. Berlin, 1869, p. 15-17.
7. Tolotschinoff : Ueber das Verhalten der Nerven zu den glatten Muskelfasern der Froschharnblase. Arch. f. micr. Anatomie, 1869, Bd. V, p. 509-511.
8. Hénocque (A.) : Du mode de distribution et de la terminaison des nerfs dans les muscles lisses. Paris, 1870. Id. dans Archives de physiologie normale et pathologique, 1870, t. III, p. 397-407, pl. XIII-XV.
9. Lavsdowsky (M.) : Endigung der Nerven in der Harnblase des Frosches. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1871, p. 33-35.
— : Die feinere Struktur und die Nervenendigungen in der Froschharnblase. Reichert u. du Bois-Reymond's Archiv. 1872, p. 55-74, Taf. I.
10. Löwit (M.) : Die Nerven der glatten Musculatur. Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wissensch. Wien. 1875, II Abth., Bd. LXXI, p. 355-377, mit I Taf.
11. Ranvier (L.) : Leçons d'anatomie générale. Appareils, etc. Paris, 1880, p. 465-481 et 510-512.
12. Maier (Rud.) : Die Ganglien in den Harnführenden Wegen des Menschen u. einiger Thiere. Virchow's Archiv. 1881, Bd. LXXXV, p. 49-71, Taf. II-III.
13. Lustig (Alex.) : Ueber die Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wiss. Wien. 1881, III Abth , Bd. LXXXIII, p. 186-195, mit I Taf.
14. Wolf (W.) : Die Innervation der glatten Muskulatur. Arch. f. micr. Anat. 1882, Bd. XX, p. 361-372, Taf. XXIV, Fig. 1-9.
15. Skorezewski : Les nerfs de l'appareil génito-urinaire. Przeglad lekarsky. Krakow, 1886, Bd. XXV, p. 161.

E. — *Dans les muscles lisses de l'utérus.*

1. Tiedemann (Fr.) : Tabulæ nervorum uteri. Heidelberg, 1822.
2. Swirn-Beck : On the nerves of the uterus. Philos. Trans., 1846, vol. II.
3. Lee : Memoirs on the ganglia and nerves of the uterus. London, 1849.
4. Kilian (F.M.) : Einfluss der Med. oblong. auf die Bewegungen des Uterus. Zeitschr. f. rat. Med. 1851, Bd. IX, p. 225 et Bd. X, p. 41.
5. Körner : De nervis uteri. Dissert. Vratislav. 1863; id. Studien des physiolog. Instituts zu Breslau, 1865, Heft III, p. 1-50, et Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864, p. 353.
6. Kehrer : Beiträge zur vergleichende und experimentelle Geburtskunde. Giessen, 1864.
7. Polle : Die Nervenverbreitung in den weiblichen Genitalien bei Menschen und bei Säugethiere, Göttingen, 1865.

8. FRANKENHAEUSER : Die Bewegungsnerven der Gebärmutter. Jenaische Zeitschr. f. Medecin, Bd. I, p. 35 et Bd. II; Centralblatt f. d. med. Wiss. 1866, p. 865.
— Die Nerven der Gebärmutter und ihre Endigung in den glatten Muskelfasern, Jena, 1867, in-folio.
9. KOCH : Ueber das Vorkommen von Ganglienzellen an den Nerven des Uterus. Gekrönnte Preisschrift, Göttingen, 1865.
10. KÖLLIKER (A.) : Éléments d'histologie humaine. Paris, 1868.
11. HERTZ : Zur Structur der glatten Muskelfasern und ihrer Nervenendigungen in einen weichen Uterus-Myom. Virchow's Archiv. 1869, Bd. XVIL, p. 285, Taf. X.
12. LIPMANN : Die Nerven d. org. Muskeln. Inaug. Diss. Berlin, 1869.
13. HÉNOCQUE : Du mode de distribution et de terminaison des nerfs dans les muscles lisses. Archives de physiologie norm. et path. 1870, t. III, p. 397-407, pl. XIII-XIV.
14. STRICKER (L.) : Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig, 1871.
15. FREY (H.) : Traité d'histologie. Paris, 3e éd., 1871.
16. ELISCHER : Beiträge zur feineren Anatomie der Muskelfasern des Uterus. Archiv für Gynäkologie, 1876, Bd. IX, p. 10-22, Taf. II.
17. HOFMANN et V. BASCH : Recherches sur l'innervation de l'utérus et de ses vaisseaux. Wien. med. Jahrb., 1877.
18. RÖHRIG (A.) : Experimentelle Untersuchungen üb. d. Physiologie der Uterusbewegung. Virchow's Archiv. 1879, Bd. LXXVI, p. I-74.
19. BOHNSTEIN : Zur Innervation der Gebärmutter. Archiv f. Gynäkologie, 1881, Bd. XVIII, p. 384-406.
20. PATENKO (TH.) : Ueb. d. Nervenendigungen in d. Uterusschleimhaut des Menschen. Centralbl. f. Gynäkologie, 1880, p. 442-444.
21. REIN (G.) : Note sur le plexus nerveux fondamental de l'utérus. Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de Biologie, 1882, 7e sér., t. IV, p. 161-166.
22. DEMBO (J.) : Indépendance des contractions de l'utérus par rapport au système cérébro-spinal. Comptes rendus et mémoires de la Société de Biologie, 1882, 7e sér., t. IV, p. 832-840; id. Annales de Gynécologie, 1883, Vol. XIX, p. 81-89.
23. KURZ (E.) : Zur Lehre von den Nervencentren für die Uteruskontraktionen. Centralbl. f. Gynäkologie, 1883, p. 681-683.
24. SCHWARTZ (E.) : Nerfs de l'Utérus. Dictionnaire de médecine et de chirurgie de Jaccoud, 1885, Vol. XXXVII, p. 588-589.
25. PILLIET (Alex.) : Sur la texture de la tunique musculaire de l'utérus dans la série animale des mammifères. Bulletin de la Société Zoolog. de France, 1886, Vol. XI, p. 420-460.

F. — *Dans les muscles lisses du système circulatoire.*

1. BICHAT (Xav.) : Anatomie générale. Paris, 1812, 1re partie, t. I.
2. HIS (W.) : Ueber die Endigung der Gefässnerven. Virchow's Archiv. 1863, Bd. XXVIII, p. 427-428, Taf. IX, Fig. 4.

3. LEHMANN (J. Chr.) : Ueber die Nervenendigungen und das Vorkommen von mikroskopischen Ganglien in den Gefässwandungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1864, Bd. IV, p. 346-353, Taf. XXVIII-XXIX.
4. BEALE (L. S.) : On the structure and formation of the so called Apolar, Unipolar, and Bipolar Nerve-cells of the Frog. Philosophical Transactions of the Royal Society of London for the year 1863. London, 1864, vol. CLIII, p. 543-573., pl. XXXIII-XL.
5. KÖLLIKER (A.) : Eléments d'histologie humaine. Paris, 1868, p. 754.
6. ARNOLD (J.) : Gewebe der organischen Muskeln. Stricker's Handbuch, etc., 1869, p. 137-147.
7. LIPMANN (H.) : Die Nerven der organischen Muskeln. Inaug. Diss. Berlin, 1869, p. 23-31.
8. KESSEL (J.) : Nerven und Lymphgefässe des menschlichen Trommelfelles. Centralbl. f. d. med. Wiss., 1869, p. 356-358.
9. FREY (H.) : Die Gefässnerven des Armes. Müller's Archiv. 1874, p. 633-642. Taf. XVI.
10. GONIAEW (K.) : Die Nerven des Nahrungsschlauches. Arch. f. micr. Anat., 1875, Bd. XI, p. 479-497, Taf. XXVII-XXVIII.
11. LÖWIT (M.) : Die Nerven der glatten Musculatur. Sitz. d. Ak. d. Wiss. Wien, 1875. III Abth., Bd. LXXI, p. 355-377, mit I Taf.
12. NESTEROWSKY (M.) : Ueber die Nerven der Leber. Virchow's Archiv. 1875, Bd. LXIII, p. 412-421, Taf. XIII.
13. KENDALL (A. J.) u. LUCHSINGER (B.) : Zur Innervation der Gefässe. Pflüger's Archiv. 1876, Bd. XIII. p. 197-212.
14. GSCHEIDLEN (R.) : Beiträge zur Lehre der Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat., 1877. Bd. XIV, p. 327-328.
15. KOLATSCHEWSKY : Beiträge zur Histologie der Leber. Arch. f. micr. Anat., 1877, Bd. XIII, p. 415-420. Taf. XVIII.
16. RANVIER (L.) : Leçons d'anatomie générale. Appareils, etc. Paris, 1880, p. 488-490.
— : Traité technique d'histologie. Paris, 1875, p. 855-857.
17. AUBERT (H.) : Die Innervation der Blutgefässe. Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. IV. Theil I, p. 402-459.
18. BREMER (L.) : Die Nerven der Capillaren, der kleineren Arterien u. Venen. Arch. f. micr. Anat., 1882, Bd. XXI, p. 663, Taf. XXIX.
19. KRIMKE (A.) : Die Nerven der Capillaren und ihre letzten Endigungen. Inaug. Diss. München, 1884.
20. WESTPHALEN (H.) : Histologische Untersuchungen über den Bau einiger Arterien. Dorpat, 1886.

II. — CHEZ LES MOLLUSQUES :

1. DE QUATREFAGES : Mémoire sur la Synapta de Duvernoy. Annales des sciences naturelles, 1842, 2e sér., t. XVII, p. 19-93, pl. II-V.
— : Mémoire sur l'Eolidine. Ann. des sc. nat., 1843, 2e sér., t. XIX, p. 274, pl. II.

2. Trinchese : Comptes rendus, 1863, t. LVII, p. 629.
— Mémoire sur la terminaison périphérique des nerfs moteurs dans la série animale. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1867, t. III, p. 485-504, pl. XVIII-XXI.
3. Greef : Arch. f. micr. Anat., 1865, Bd. I, p. 437.
4. Boll (Fr.) : Beiträge zur vergleichende Histologie des Molluskentypus. Arch. f. micr. Anat., 1869, suppl. p. 36 et 37.
5. Ranvier (L.) : Leçons d'anatomie générale. Appareils, etc. Paris, 1880, p. 463, 490-492 et 503-510.
6. Vignal (W.) : Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de Zool. expér., 1883, 2e sér., t. I, p. 267-413, pl. XV-XVIII.
7. Ramson (W. B.) : On the cardiac rhythm of Invertebrata. Journal of Physiology. London, 1885, vol. V, p. 261-341.
8. Trombusti (A.) : Sull' innervazione del cuore nell' Helix pomatica; Ricerche istologiche. Rivista internazionale di medicina e chirurgia, 1886, anno II, n° 12.

III. — Chez les Hirudinées :

1. Trinchese (M. S.) : Mémoire sur la terminaison périphérique des nerfs moteurs dans la série animale. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1867, t. IV, p. 485-504, pl. XVIII-XXI.
2. Gscheidlen (R.) : Beiträge zur Lehre von der Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. Arch. f. mikrosk. Anat., 1877, Bd. XIV, p. 321-333, Pl. XXII.
3. Ranvier (L.) : Leçons d'anatomie générale. Appareils, etc. Paris, 1880, p. 493-503.
4. Hansen (J. A) : Terminaison des nerfs dans les muscles du corps de la sangsue Archives de physiologie norm. et path. 1881, 2e série, t. VIII, p. 739-741.
5. Vignal (W.) : Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de Zool. expérimentale, 1883, 2e sér., t. I, p. 267-412, pl. XV-XVIII.
6. François (Ph.) : Contributions à l'étude du système nerveux central des Hirudinées. Poitiers, 1885.

Pour que je fusse à même d'entreprendre avec fruit des recherches personnelles, j'ai lu l'original d'à peu près tous ces mémoires et examiné les figures qui les accompagnent; je fis en même temps des préparations sur les matériaux et d'après les méthodes indiqués. Je commençai cette étude il y a bientôt deux ans ; depuis je visitai les laboratoires d'anatomie générale du Collége de France, du Museum de Paris et de l'Institut anatomique de Berlin, où j'ai examiné avec soin les préparations sur l'innervation terminale des muscles lisses comprises dans les collections et où je profitai des

conseils et des lumières des Ranvier, Pouchet et Waldeyer, pour me guider dans mes recherches et dans leur interprétation.

Cette longue préparation et ces nombreuses précautions, je l'avoue, me donnent une certaine confiance en ce moment où j'entreprends d'exposer les premiers résultats de mes observations ; elles ont pour objet la terminaison des nerfs dans les muscles lisses de la sangsue. Dans la première partie je ferai connaître toutes les données que la science histologique possède chez la sangsue sur la terminaison des nerfs, premièrement dans le tube digestif, deuxièmement dans les vaisseaux contractiles et troisièmement dans les muscles lisses ou muscles volontaires de la paroi du corps. Composé d'ordinaire par les textes mêmes des auteurs, cet historique sera un peu long, mais il sera complet, exact, et il me permettra d'être plus bref dans l'exposé de mes recherches, qui constituent l'objet de la seconde partie. Dans celle-ci, je suis le même ordre que dans l'historique, je décris les résultats de mes observations sur l'innervation terminale, premièrement dans le tube digestif, deuxièmement dans les vaisseaux contractiles et troisièmement dans les muscles volontaires. En agissant ainsi, je me suis écarté tant soit peu de la méthode suivie par la plupart des auteurs qui ont publié sur l'innervation des muscles lisses ; d'ordinaire, ils résument en quelques mots les publications antérieures et décrivent ensuite leurs recherches, qui, pour plusieurs d'entre eux, n'ont porté que sur un seul organe ; puis de ces observations partielles ils concluent par une généralisation s'étendant souvent à tout le règne animal. Je ne m'arrêterai point à signaler les erreurs et les contradictions auxquelles cette méthode a donné lieu.

PREMIÈRE PARTIE.

HISTORIQUE DES TRAVAUX FAITS SUR LA TERMINAISON DES NERFS DANS LES MUSCLES LISSES DE LA SANGSUE.

Il existe un nombre considérable de publications qui ont pour objet l'anatomie de la sangsue; je cite parmi elles le travail très complet de Bourne, paru en 1884 (1). Plusieurs auteurs ont étudié avec soin la texture du système nerveux et du système musculaire, de la fibre nerveuse et de la fibre musculaire ; mais, à ma connaissance, quatre auteurs seulement ont fait chez cet animal des recherches microscopiques sur les rapports du système nerveux avec le système musculaire, en d'autres termes, sur la terminaison des nerfs dans les muscles lisses. Ces quatre auteurs sont Gscheidlen, Ranvier, Hansen et Vignal. Antérieurement à eux, Trinchese y avait déjà cherché, mais sans y réussir, les terminaisons nerveuses. « Quant aux annélides, a-t-il dit (2), nous n'avons pu trouver chez eux la plaque motrice, quoique nous l'ayons cherchée longuement chez l'*Hirudo medicinalis* et la *Terebella emmalina*. Je me contente de signaler la thèse de Ph. François (3), qui renferme une seule observation sur la terminaison de la fibre nerveuse dans le tube digestif du Branchellion d'Orbigny ; je n'analyserai pas non plus les observations de Vignal portant sur la Pontobdelle et sur les Oligochètes ; je me borne à celles faites sur la sangsue.

Ranvier et Vignal n'ont étudié chez cet animal que l'innervation du tube

(1) Alfred Gibbs Bourne : *Contributions to the Anatomy of Hirudinea*. Quarterly Journal of micr. sc.; 1884, new ser., vol. XXIV, p. 419-507, pl. XXIV-XXXIV.

(2) Trinchese : *Mémoire*, etc. Journal de Robin, 1867, t. IV, p. 497.

(3) François, Ph. : *Contributions*, etc. Poitiers, 1885.

digestif; Hansen n'a recherché que celle des muscles du corps: Gscheidlen a décrit celles du tube digestif, des muscles du corps et des vaisseaux contractiles.

CHAPITRE I.

TUBE DIGESTIF.

Après avoir fait le relevé historique des observations contradictoires faites chez les Vertébrés sur la terminaison des nerfs dans les muscles lisses, Gscheidlen conclut en disant « que dans une telle situation, il ne lui a pas paru sans intérêt de reprendre à nouveau cette étude des rapports entre le nerf et le muscle, en faisant usage de la méthode à l'or, perfectionnée par Pritchard (1), et en prenant comme matériaux des objets encore plus simples que la vessie de la grenouille (2). » Sur le conseil de Heidenhain, il prit comme objet d'étude l'estomac de la sangsue, qu'il traita aussi d'après la méthode à l'or de Löwit (3), dont il eut connaissance au milieu de ses recherches : d'après l'examen des préparations ainsi obtenues, il décrivit pour la première fois l'innervation de la tunique musculaire du tube digestif de la sangsue où « les rapports entre l'élément nerveux et l'élément musculaire sont extraordinairement clairs et évidents (4). »

« On sait, dit-il (5), que l'estomac à chyle de la sangsue est constitué par un tube large, muni latéralement de nombreux culs-de-sac. Les parois de ce tube sont formées par une membrane épaisse et sans structure dans laquelle se trouvent d'énormes fibres musculaires; celles-ci présentent des rapports variés, mais elles sont le plus souvent isolées et disposées circulairement... Elles ont la forme d'un cylindre arrondi, parfois un peu aplati.

» Elles sont entourées d'une membrane délicate et anhiste, se composent d'une substance corticale très homogène et très réfringente, puis d'une substance médullaire qui se présente à l'état frais comme un liquide clair

(1) Quarterly Journal of micr. science, 1872, vol. XII, N. S., p. 383.
(2) Gscheidlen, loc. cit., p. 324.
(3) Löwit, loc. cit., p. 355.
(4) Gscheidlen, loc. cit., p. 328.
(5) Gscheidlen, loc. cit., p. 329-332, passim.

et visqueux, renfermant une quantité de petits granules opaques. Des cellules ganglionnaires qui se mettent de différentes manières en rapport avec des fibres nerveuses larges ou grêles, sont situées entre les fibres musculaires.

» C'est un objet tout particulièrement favorable pour l'étude de tous ces rapports. Sur les préparations traitées à l'or, on voit la substance médullaire, c'est-à-dire la masse granuleuse qui constitue la partie centrale de la fibre musculaire, colorée en rose ; cette bande rose est entourée de la substance corticale restée incolore. On y voit distinctement les fibres nerveuses devenues noires et les cellules ganglionnaires colorées en rouge.

» Chaque fibre musculaire est pourvue d'une fibrille nerveuse que nous nommons, à l'exemple de Löwit, fibrille terminale. Celle-ci se dégage soit d'une fibre nerveuse assez volumineuse, soit d'une fibre moins épaisse qui a son origine dans une cellule ganglionnaire. Ces fibrilles terminales s'étendent le long de la surface de la fibre musculaire, soit parallèlement, soit en zig-zag. Elles se bifurquent, elles se dirigent vers une autre fibre musculaire sur laquelle elles s'appliquent comme telles, ou bien s'anastomosent d'abord avec une fibrille qui côtoie la fibre musculaire, ou elles se jettent dans un tronc nerveux plus volumineux, d'une manière analogue à celle signalée dans la cornée par plusieurs auteurs. Le noyau de ces énormes fibres musculaires est relativement petit ; dans son voisinage on remarque souvent un renflement qui, vu d'en haut, se présente comme un épaississement de la fibrille nerveuse, tandis qu'il apparaît comme une petite éminence nerveuse lorsqu'il est vu de côté : dans ce renflement nous n'avons pu toutefois découvrir de noyau. On dirait souvent que la fibrille se termine dans ce renflement, d'autres fois elle se continue manifestement sur la fibre musculaire et présente à nouveau des renflements variqueux ; à d'autres endroits on voit la fibrille qui croise la fibre musculaire, qui se renfle à son niveau et se dirige vers d'autres fibres musculaires. Si l'on tient compte de ces faits, on n'est pas autorisé à considérer comme terminaison nerveuse le renflement qui devient apparent par la coloration aurique.

» Dans la vessie de la grenouille ou dans le mésentère du lapin, de la grenouille, etc., on trouve, à l'angle de bifurcation des fibres nerveuses, des renflements sphériques, elliptiques, pyriformes, triangulaires, etc., renflements qu'on a nommés appareils ou nœuds ganglionnaires ; chez la sangsue

on n'observe rien de semblable. Les fibrilles paraissent conserver le même diamètre avant et après les anastomoses.

» Chaque fibre musculaire est pourvue d'une fibrille nerveuse, même chacun de ses deux bords est côtoyé fréquemment par une fibrille; ces fibrilles s'anastomosent entre elles et présentent ainsi une disposition analogue à celle observée dans la vessie de la grenouille.

» D'après Engelmann et Krause, le nombre des terminaisons nerveuses serait inférieur à celui des fibres musculaires lisses; cette observation est exacte peut-être pour l'uretère et le muscle recto-coccygien du lapin, mais elle ne pourrait être généralisée, ce que d'ailleurs Löwit aussi avait déjà fait observer.

» Les rapports des cellules ganglionnaires avec les fibres nerveuses sont intéressants à observer. Ces cellules sont en partie unipolaires, en partie bipolaires, en partie multipolaires; elles sont sphériques ordinairement, ou ovales, ou pyriformes. D'après les observations de Hermann sur le système nerveux central de la sangsue, les cellules pyriformes n'en ont qu'un seul; nous n'avons pu constater ici ce fait, mais, d'accord avec Hermann, nous avons remarqué que les cellules pyriformes sont bien moins fréquentes que les cellules ovales et les cellules sphériques. Qu'il nous soit permis de rappeler que la forme ovale des cellules est due probablement à la pression exercée par les tissus environnants.

» Les cellules unipolaires sont appendues latéralement aux fibres nerveuses, fait signalé déjà par Faivre et auquel les observations de Ranvier sur les tubes nerveux en T des ganglions spinaux ont donné une nouvelle importance.

» De ces observations, dit Gscheidlen en terminant son mémoire (1), il découle que chez la sangsue la répartition des fibres nerveuses se fait d'une manière analogue à celle observée dans la vessie de la grenouille. Chaque fibre musculaire reçoit chez la sangsue une fibre nerveuse propre, comme chaque série de fibres musculaires chez la grenouille. D'après ces mêmes observations, il ne peut être question, dans les fibres musculaires lisses de la grenouille et de la sangsue, d'une terminaison nerveuse comparable à celle qui existe dans les fibres musculaires striées. »

(1) Gscheidlen, loc. cit., p. 332.

Voilà la première description qui a été faite de l'innervation terminale du tube digestif de la sangsue. Comme on peut le voir, « les conclusions de Gscheidlen sont à peu près les mêmes que celles de Löwit (1) » sur la vessie de grenouille; je pense même que la description de Gscheidlen aurait gagné en exactitude, s'il ne s'était laissé tant influencer par les théories de Löwit.

Cependant passons aux recherches de Ranvier et de Vignal; examinons-les avec précision et nous verrons ainsi comment la science s'établit par les faits observés les uns après les autres, mais en même temps nous remarquerons comment chaque auteur aime à généraliser ses observations. Ainsi, d'après Gscheidlen, le renflement nerveux qu'on découvre sur la fibrille nerveuse n'est pas terminal, quoiqu'il le paraisse dans certains cas; il adopte la théorie émise par Löwit; Ranvier et Vignal, au contraire, considèrent toujours cette éminence nerveuse comme terminale, quoique dans certains elle ne le paraisse pas, c'est qu'eux ils défendent la théorie de la terminaison nerveuse dans la fibre musculaire par une tache motrice. Disons à ce propos, et par anticipation, que d'après nos recherches l'existence de fibrilles terminales à tache motrice n'est pas douteuse, mais qu'en même temps on observe sur les fibrilles du plexus terminal des renflements plus petits qui ne sont nullement terminaux : il y a donc là deux choses distinctes, et l'existence de l'une n'exclut pas celle de l'autre, tandis que ces auteurs ont cherché à établir le contraire.

Je reviens à l'historique et je transcris les observations de Ranvier, puis celles de Vignal :

« Les éléments musculaires, dit Ranvier (2), qui entrent dans la constitution des culs-de-sac gastriques de la sangsue ont de grandes dimensions, et ils sont disposés de telle sorte que l'observation en est très facile. Les nerfs qui s'y ramifient ont une constitution analogue à ceux que nous venons d'étudier chez les mollusques. Ils sont composés de fibrilles élémentaires contenues dans une enveloppe commune. Cette enveloppe les suit dans leurs divisions et subdivisions, et elle est doublée de noyaux qui paraissent appartenir à des cellules endothéliales.

» Ces fibres, munies de cellules ganglionnaires, s'anastomosent

(1) Ranvier, loc. cit., p. 452.
(2) Ranvier, loc. cit., p. 493 et 494.

entre elles de manière à constituer un plexus à larges mailles, qui est l'analogue du plexus myentérique des vertébrés et du plexus fondamental de la vessie de la grenouille.

» Parmi les cellules ganglionnaires, les unes sont placées sur le trajet d'un nerf et revêtent la forme bipolaire; elles sont simplement embrassées par les fibrilles nerveuses, qui s'écartent pour les recevoir et, se réunissant ensuite de nouveau, constituent un nerf afférent semblable au nerf d'origine.

» D'autres cellules sont appliquées sur le nerf par une large surface et se réunissent à lui par un chiasma identique à celui que nous avons observé chez les mollusques.

» Quelquefois on rencontre une disposition singulière : une branche part du nerf principal, contient sur son trajet une cellule bipolaire, et retourne au tronc qui l'a fournie. Dans ce cas, ce n'est qu'un nombre limité des fibrilles du nerf qui subit l'influence de la cellule ganglionnaire.

» D'autres fois, du nerf principal se détache latéralement une petite branche qui porte, appendue à son extrémité, une cellule ganglionnaire. Dans ce dernier cas, comme dans le précédent, la cellule ganglionnaire n'exerce son action que sur un petit nombre des fibrilles du nerf.

» Enfin, on observe aussi des cellules multipolaires, soit qu'elles se trouvent placées exactement au point de division d'une fibre nerveuse, soit que, situées à côté d'un nerf et lui étant reliées par un pédicule, elles émettent sur différents points de leur surface un plus ou moins grand nombre de fibres nerveuses qui s'anastomosent avec d'autres rameaux nerveux ou vont directement aux cellules musculaires.

» Les diverses dispositions que je viens de vous décrire constituent autant de types principaux, entre lesquels il existe encore bien des intermédiaires. Rien n'est plus variable, en somme, que la forme et la distribution des cellules nerveuses dans les culs-de-sac gastriques de la sangsue. De plus, ces cellules ont des diamètres très inégaux (il y en a de petites, de moyennes et de grandes; je dirai plus, de minuscules et de géantes). Elles sont capsulées, et parfois une même capsule en renferme deux. »

Après avoir indiqué les deux méthodes à l'or connues sous son nom, et dont je décrirai plus loin en détail la seconde, l'auteur continue : « Avant de m'occuper des terminaisons nerveuses dans les fibres musculaires lisses des culs-de-sac gastriques de la sangsue, je dois vous donner

quelques renseignements sur la constitution de ces fibres et sur la manière dont elles se groupent pour constituer la tunique musculaire de l'intestin de cet animal.

» Les cellules musculaires de la sangsue ont des dimensions relativement considérables. Weissmann leur attribue plus d'un millimètre de longueur, et ce chiffre est plutôt au-dessous de la moyenne. Elles sont formées d'une couche corticale contractile et d'une partie axile protoplasmique granuleuse dans laquelle se trouve un noyau sphérique de petite dimension et généralement muni d'un seul nucléole.

» Quand on les examine en place, sur un cul-de-sac gastrique ouvert et étalé, on reconnaît qu'elles forment de distance en distance, en s'accolant les unes aux autres, des bandes musculaires transversales et épaisses. Entre ces bandes, la tunique contractile est réduite à une couche mince de fibres musculaires écartées les unes des autres, mais unies cependant par des anastomoses.

» Dans les préparations obtenues au moyen de la méthode de l'or, il est souvent impossible de déterminer la limite de chacune des cellules qui composent ce réseau musculaire. Les noyaux que l'on y remarque sont rares, ce qui indique que ces cellules sont en nombre limité. Mais sont-elles fondues les unes avec les autres de manière à former une masse commune? La méthode de Weissmann va nous permettre de répondre à cette question. Un fragment de cul-de-sac gastrique tout à fait frais est soumis pendant un quart d'heure ou vingt minutes à l'action de la potasse à 40 pour cent. Les éléments du réseau sont alors parfaitement dissociés et se présentent sous les formes suivantes :

» 1° De grandes cellules fusiformes simples qui proviennent des bandes musculaires épaisses;

» 2° De cellules plus grandes encore, provenant des parties amincies de la paroi gastrique. Elles sont généralement bifurquées à chacune de leurs extrémités; quelquefois même elles présentent une cinquième pointe se détachant latéralement. Vous comprenez maintenant comment ces cellules s'arrangent entre elles pour former un réseau. Elles se soudent les unes aux autres par leurs prolongements.

» Après l'action de l'or, le protoplasma axile est coloré en violet plus ou moins foncé; les noyaux qu'il contient sont incolores, ainsi que la

substance contractile. La lame de tissu conjonctif qui recouvre et réunit les fibres musculaires présente des cellules aplaties polygonales, à prolongements excessivement grêles. Leur protoplasma, composé de grosses granulations, est coloré en violet comme celui des fibres musculaires, tandis que leurs noyaux ne sont pas colorés.

» Le volume exceptionnel des cellules musculaires qui entrent dans la constitution des culs-de-sac gastriques de la sangsue, l'écartement de ces cellules dans les portions amincies de la paroi de ces sacs, la simplicité des nerfs qui s'y distribuent, en font un objet excellent pour l'étude des terminaisons nerveuses dans les éléments contractiles.

» Les filets nerveux les plus gros, en rapport avec des cellules ganglionnaires, sont d'une observation extrêmement facile. Ils croisent à angle droit les cellules musculaires placées régulièrement et parallèlement les unes au-dessous des autres et réunies seulement par quelques anastomoses obliques, et donnent naissance à des fibres qui s'en dégagent obliquement pour atteindre les cellules musculaires et s'y terminer, en partie du moins, par de petits renflements. Malgré leur peu d'étendue, ces renflements irréguliers et à bords sinueux rappellent cependant jusqu'à un certain point par leur forme l'arborisation terminale des nerfs dans les muscles striés. Je les désignerai sous le nom de *taches motrices*.

» Quelques-unes des fibres qui donnent naissance aux taches motrices semblent réellement se terminer à leur niveau ; mais la plupart d'entre elles, après avoir fourni un embranchement le plus souvent extrêmement court, qui aboutit à la tache motrice, continuent leur trajet en longeant le bord de la cellule musculaire. Quelquefois même, mais plus rarement, la fibre nerveuse afférente émet au niveau du col de la tache motrice deux fibrilles nerveuses qui vont en sens inverse le long du même bord de la cellule musculaire. Il arrive souvent aussi qu'une fibrille qui longeait d'abord une cellule musculaire la croise perpendiculairement ou obliquement pour aller se rendre à son autre bord et s'anastomoser avec une autre fibrille nerveuse. Les fibrilles qui se sont ainsi dégagées de la fibre terminale, après un trajet plus ou moins long, s'anastomosent d'une façon complète avec des fibrilles voisines, de manière à former un dernier plexus dans les mailles duquel sont comprises les cellules musculaires.

» Il existe donc, d'une part, un plexus nerveux qui, d'après sa forme et

son siège, pourrait être considéré comme terminal, et d'autre part, des branches extrêmement courtes qui en partent et qui vont se terminer à la surface des cellules musculaires en s'y aplatissant sous la forme de petits boutons à bords irréguliers.

» Si l'imprégnation d'or n'est pas bien complète, ce qui arrive le plus souvent, il se peut qu'un certain nombre de fibrilles du réseau ne soient pas colorées ou que quelques unes des fibres terminales ne soient pas apparentes. En présence de ces faits, des esprits prévenus pourraient soutenir, les uns, que les nerfs se terminent dans les fibres lisses par des extrémités libres, les autres, qu'elles s'y terminent par un réseau. Mais une étude approfondie conduit à reconnaître que les véritables terminaisons sont les taches motrices. Quant au réseau, il a la même signification physiologique que le plexus fondamental et le plexus intermédiaire de la vessie de la grenouille, et, comme ces derniers, il indique seulement que l'organe auquel il est annexé est indépendant de la volonté (1). »

Dans son important mémoire sur les « centres nerveux de quelques Invertébrés », Vignal consigne également des observations sur les terminaisons périphériques du système nerveux gastro-intestinal des Hirudinées (2). Comme je l'ai dit plus haut, outre la sangsue, Vignal prit encore comme objet d'étude les Pontobdelles, chez lesquels on retrouve la même simplicité dans la structure du tube digestif; toutefois il n'y décrit point la terminaison nerveuse proprement dite; les Pontobdelles sont des animaux marins, et ceux qui ont travaillé sur les bords de la mer savent par expérience combien la méthode à l'or, la seule bonne pour l'étude des terminaisons nerveuses motrices, y est infidèle, défectueuse, inapplicable même.

Voici comment Vignal décrit les données nouvelles qu'il ajoute au bilan de nos connaissances sur l'innervation du tube digestif de la sangsue. « Si nous faisons abstraction, dit-il (3), des grosses bandes musculaires transversales qui se trouvent accolées à la surface tégumentaire de la paroi musculaire de l'estomac des Hirudinées, nous verrons qu'elle est formée par des fibres musculaires très longues ayant, d'après Weismann, plus d'un

(1) Ranvier, loc. cit., p. 499-503.
(2) Vignal, *Recherches*, etc. Arch. de zool. expér., 1883, 2e sér., t. I, p. 367-374.
(3) Vignal, loc. cit., p. 369-370.

millimètre de long, et je pense, avec M. Ranvier, que ce chiffre est bien au-dessous de la moyenne. La majorité des fibres musculaires est disposée transversalement par rapport à l'axe du corps, et elles sont réunies entre elles par quelques anastomoses; entre les fibres se trouve une substance unissante renfermant quelques cellules conjonctives aplaties et ayant des prolongements excessivement grêles. Ces fibres musculaires, dissociées par l'action de la potasse à 40 pour 100, sont bifurquées à leurs extrémités. quelquefois une cinquième et même une sixième pointe se détache latéralement; elles sont formées par une partie axile protoplasmatique granuleuse et d'une couche corticale contractile; dans la partie protoplasmique se trouve un noyau sphérique très petit, renfermant quelquefois deux nucléoles; il existe aussi quelques fibres longitudinales généralement plus grêles. »

L'auteur décrit ensuite chez les Pontobdelles un plexus fondamental analogue à celui de la sangsue, — nous passons cette description sous silence — et il continue en disant : « Lorsqu'on étudie ce plexus sur des estomacs de sangsues préparés par le procédé de l'or, on voit souvent la fibre nerveuse, au moment où elle va s'infléchir pour suivre un trajet parallèle à la cellule musculaire, émettre un petit prolongement très court, qui va se terminer dans la substance corticale de la fibre musculaire, sous la forme d'une petite tache motrice.

» Les nerfs gastro-intestinaux des Hirudinées sont formés par de fines fibrilles, considérablement plus grêles que celles des nerfs se distribuant aux muscles volontaires; elles sont contenues dans un protoplasma qui paraît être homogène à l'état vivant et dans les préparations faites après macération dans le sérum iodé. Légèrement granuleuses après celui de l'alcool au tiers, elles sont contenues dans une enveloppe très fine qui les suit dans toutes leurs divisions, et paraît être doublée de noyaux endothéliaux. Sur ces fibres, ainsi que sur celles qui partent des ganglions ventraux, on ne voit pas la moindre trace de l'existence d'un noyau pouvant être attribué au protoplasma de ces fibres.

» Les fibres nerveuses formant le système gastro-intestinal des Hirudinées portent, distribuées d'une façon fort inégale, des cellules ganglionnaires, généralement isolées, rarement réunies en groupe. Ces cellules se rencontrent sur tous les rameaux, sauf les plus fins, qui sont, comme je l'ai dit, parallèles aux fibres musculaires; elles n'existent pas également sur les

plexus de l'œsophage et de l'intestin. Le mode d'union de ces cellules avec les fibres nerveuses est aussi varié que leur distribution est inégale.

» Elles sont essentiellement formées par un globe ganglionnaire homogène réfractant, à l'état frais, fortement la lumière, contenant un noyau sphérique, qui lui-même renferme un ou deux nucléoles (ce globe, par l'action des réactifs, devient granuleux); des fibrilles venant des fibres nerveuses recouvrent sa surface, elles sont enfermées dans la membrane qui enveloppe les fibres nerveuses.

» Nous pouvons les distinguer en cinq groupes différents : 1° *des cellules unipolaires;* dans ce cas le nerf, à quelque distance duquel elles sont situées, envoie quelques fibrilles qui contournent le globe de la cellule et qui reviennent, en suivant le même trajet, au nerf dont elles sont parties;

» 2° *Des cellules bipolaires, situées hors du trajet principal du nerf*, comme dans la forme précédente ; quelques fibrilles partent de la fibre nerveuse, s'écartent dans un point de leur trajet pour aller envelopper une cellule nerveuse et reviennent un peu plus loin se confondre avec la fibre dont elles sont venues ;

» 3° *Des bipolaires situées sur le trajet d'une fibre nerveuse.* Dans cette forme, le globe protoplasmique est pris entre les fibrilles nerveuses qui s'écartent pour le recevoir et qui, en se réunissant de nouveau, après l'avoir dépassé, reforment un nerf semblable au nerf afférent;

» 4° *Des cellules qui sont simplement appliquées sur un faisceau nerveux*, dont quelques fibrilles s'infléchissent et quelquefois s'entrecroisent pour le contourner;

» 5° *Des cellules multipolaires.* Dans ces cellules, les fibrilles venant d'un seul point d'un nerf, ou de plusieurs points, ou enfin de plusieurs nerfs, après avoir contourné sa surface en effèrent par un ou plusieurs rameaux.

» Lorsqu'on a examiné un certain nombre de ces cellules, on arrive à la conclusion que leur forme fondamentale est la sphère, plus ou moins altérée et étirée dans un sens ou dans plusieurs; secondement que toutes les cellules sont, en réalité, multipolaires, car elles se trouvent en rapport avec un grand nombre de fibrilles. »

Ce sont là les dernières recherches publiées sur l'innervation du tube digestif de la sangsue, je passe à celles faites sur l'innervation des vaisseaux contractiles chez ce même animal.

CHAPITRE II.

VAISSEAUX CONTRACTILES.

Dans l'introduction de ce mémoire (I, F. p. 7), j'ai consigné les différents auteurs qui ont écrit sur la question encore si peu élucidée de l'innervation vasculaire des Vertébrés ; chez les Invertébrés à fibres lisses, je ne connais même, si j'en excepte le cœur des Mollusques, aucune publication importante sur l'innervation du système circulatoire : tout au plus je trouve dans les recherches de Gscheidlen, un seul paragraphe concernant ce sujet.

« Les fibres nerveuses du système vasculaire, dit-il (1), présentent une disposition analogue à celle signalée dans la paroi digestive. Le système vasculaire de la sangsue est formé par une membrane sans structure. Cette membrane est entourée chez les vaisseaux contractiles par des fibres musculaires circulaires, qui sont surtout bien développées sur les vaisseaux latéraux. Ces vaisseaux, mis sous le microscope à l'état frais, présentent des pulsations répétées. Ils sont entourés d'un réseau nerveux à larges mailles, formé par des fibres nerveuses plus volumineuses. De celles-ci se dégagent de minces fibrilles, qui vont s'appliquer, comme des fibrilles terminales, sur la substance corticale et côtoyer les bords de cette gaîne. »

A l'appui de cette description, Gscheidlen donne une figure sur laquelle on voit une grosse fibre nerveuse qui croise les fibres circulaires auxquelles elle envoie des fibrilles qui se terminent librement par une série de granulations. On verra plus loin que nos observations compléteront et modifieront sensiblement celles de Gscheidlen.

Nous arrivons ainsi au troisième et dernier chapitre de notre historique, il comprend l'innervation des muscles volontaires de la sangsue.

---

(1) Gscheidlen, loc. cit., p. 331.

CHAPITRE III.

MUSCLES VOLONTAIRES.

Les muscles volontaires sur lesquels on a étudié jusqu'ici la terminaison nerveuse, sont ceux de la paroi du corps; « ces muscles sont formés, comme dit Gscheidlen (1), par des fibres lisses d'une longueur énorme; Heidenhain les mesura et leur trouva jusqu'à $0{,}95^{mm}$ de longueur; d'après Weissmann, elles oscilleraient entre 1,17 et $1{,}78^{mm}$. »

Gscheidlen étudia l'innervation de ces fibres, et voici comment il la décrit : « Les fibrilles terminales, dit-il, sont situées ici, en partie, dans la substance cémentaire. Aux endroits où les fibres musculaires s'écartent quelque peu les unes des autres, on observe manifestement sur la fibrille nerveuse des varicosités; ailleurs la présence du filet nerveux ne se laisse déceler que par le contour foncé de la substance corticale; on voit, en outre, des fibrilles nerveuses qui croisent les fibres musculaires et qui se ramifient entre elles, d'une manière analogue à celle qu'on observe dans le tube digestif (2). »

Sur la demande de Ranvier, A. Hansen entreprit également des recherches sur les terminaisons motrices dans les muscles du corps de la sangsue, afin de voir s'il y aurait là un plexus ou non. « Ni sur les gros nerfs, dit-il (3), ni sur les petits on ne voit des cellules ganglionnaires... Les nerfs se divisent et se subdivisent sans s'anastomoser et se perdent entre les muscles sans qu'il soit possible de voir leurs terminaisons; de toutes les coupes que j'ai faites, et c'est plusieurs centaines, je n'en ai obtenu qu'une seule dans laquelle on peut bien voir deux terminaisons. D'un tronc nerveux on voit se détacher un filet mince qui, après un trajet assez court et un peu flexueux, aboutit à une fibre musculaire où il se termine comme les fibres musculaires de l'estomac par un épanchement triangulaire ou plutôt conique qui se confond avec la couche corticale de la fibre,

(1) Gscheidlen, loc. cit., p. 330-331.
(2) Gscheidlen, loc. cit., p. 331.
(3) Hansen, loc. cit., p. 741.

en un mot, par une tache motrice. La tache est un peu plus volumineuse que sur les fibres de l'estomac.

» La thèse de M. Ranvier quant aux terminaisons nerveuses dans les muscles volontaires est ainsi confirmée pour un représentant de la grande classe des Annélides. Il sera probablement beaucoup plus facile de trouver les terminaisons nerveuses dans les muscles d'un grand nombre d'annélides marines que chez la sangsue. »

DEUXIÈME PARTIE.

OBSERVATIONS PERSONNELLES SUR LES TERMINAISONS NERVEUSES DANS LES MUSCLES LISSES DE LA SANGSUE.

Pendant que je réunissais ainsi les données de mes devanciers et appris à connaître l'état actuel de la science sur l'innervation des muscles lisses, principalement chez la sangsue, j'entrepris chez ce dernier animal des recherches personnelles dans le but de contrôler et de compléter les observations qu'on avait déjà faites.

La méthode que j'employai est celle que Ranvier expose dans ses leçons sur les appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique, par les termes suivants : « Ayant immobilisé une sangsue par immersion dans l'eau chloroformée, nous l'avons tendue sur une lame de liège à l'aide d'épingles fixées à ses deux extrémités. L'animal étant fixé de la sorte, du jus de citron a été injecté dans le tube digestif. Après cinq minutes, la sangsue a été ouverte, ses culs-de-sac détachés et ouverts à leur tour dans l'eau distillée. Leur épithélium ayant été chassé au pinceau, ils ont été plongés dans une solution de chlorure d'or au centième. Après y avoir séjourné vingt minutes, ils ont été placés dans une solution d'acide formique au quart. Le lendemain, l'or était réduit, des lambeaux des culs-de-sac ont été lavés dans l'eau distillée et montés dans la glycérine (1). »

Je reprends cette description et j'ajoute quelques détails pour indiquer les points successifs de la méthode que j'ai suivie moi-même. Je commence par exprimer le jus de citron sur un filtre de flanelle. Je mets ensuite la sangsue, achetée chez le pharmacien (2), dans un flacon où j'ai jeté du

(1) Ranvier, loc. cit., p. 495-496.

(2) Il faut distinguer l'*Hirudo medicinalis* et l'*Hirudo officinalis*, quoique, d'après Claus, ce ne serait que deux variétés d'une même espèce; c'est l'*Hirudo medicinalis* qui m'a servi.

papier à filtrer imbibé de chloroforme et je ferme le flacon; sous l'effet de l'anesthésique, la sangsue s'agite, puis se rétracte énergiquement. Etant insensibilisée d'une manière *complète*, elle se laisse étirer et elle est fixée alors sur la planchette de liège, la face dorsale en bas, étant étendue de sa longueur normale. On introduit dans l'œsophage une canule munie d'une rainure transversale et on l'y fixe par un fil à l'aide d'un nœud simple : à l'aide d'une seringue, on injecte lentement le jus de citron jusqu'à ce que l'animal ait pris le volume qu'elle possède après une succion abondante de sang. La canule est retirée et le nœud resserré, ce qui empêche le liquide de refluer. Après cinq minutes, on fend l'animal dans toute sa longueur un peu à droite de la ligne médiane ventrale. Par deux épingles on fixe latéralement la paroi du corps, en évitant d'y comprendre la paroi digestive. On coupe celle-ci transversalement vers son milieu; puis, à l'aide de fines pincettes tenues de la main gauche, on la saisit; à l'aide d'un scalpel pointu, tenu de la main droite, on coupe les brides conjonctives, musculaires et vasculaires qui la relient à la paroi du corps. On avance peu à peu, et à mesure qu'on avance, on fixe la paroi du corps par de nouvelles épingles. Après avoir obtenu un lambeau comprenant le quart du tube digestif, on le coupe transversalement et on le plonge dans l'eau distillée pour dégorger le jus de citron, puis il est porté dans le chlorure d'or au centième. De la manière indiquée plus haut, on enlève le reste du tube digestif, qui se trouve ainsi divisé en quatre morceaux. Après avoir séjourné vingt minutes dans la solution aurique, les quatre lambeaux en sont retirés lavés à l'eau distillée et portés dans l'acide formique dilué au quart; celui-ci est contenu dans une capsule opaque possédant un couvercle de la même substance opaque. L'or étant réduit, ce qui se remarque à la coloration violette qu'a prise la solution jaune du chlorure d'or, on retire les lambeaux, on les lave à l'eau distillée, et, à l'aide du pinceau, on chasse l'épithélium digestif. Ce dernier étant enlevé, on porte un lambeau sur une lame porte-objet et on l'y étend avec la face épithéliale en dessous. Commence alors une opération délicate et longue : la face externe de la paroi digestive est recouverte de brides et lames conjonctives, de réseaux vasculaires et de bandes musculaires ; il faut, à l'aide de deux pincettes à extrémités fines mais *non pointues*, enlever toutes ces parties imprégnées par la substance pigmentaire qui, si elles sont laissées en place, cachent la tunique musculaire

digestive et le réseau nerveux, puis empêchent de poursuivre les fibres musculaire et nerveuse sur une longueur quelque peu considérable. Il faut enlever ces parties par petits morceaux, exercer toutes les tractions entre les deux pincettes, et ne jamais tirer sur la fine paroi digestive, sinon elle se déchire. Après avoir de la sorte enlevé prudemment tous ces tissus accessoires et nuisibles à la bonne préparation, on obtient la tunique musculaire du tube digestif complètement isolée et bien transparente : on ajoute alors une goutte de glycérine et on applique la lamelle. Je lutte à la paraffine que je recouvre plus tard d'une couche de lut au tolu ou au baume de Canada. Les préparations que j'ai obtenues par cette méthode, se conservent très bien; celles qui m'ont permis d'observer les faits dont on trouvera plus loin la description, ont été faites l'an dernier (1886) aux mois d'avril, mai et juin, dans le laboratoire du Collège de France, sous la direction bienveillante de M. Vignal. Plus je les étudie actuellement, plus j'y remarque des détails nouveaux qui sont évidents autant qu'ils y étaient peu soupçonnés : cette étude attentive a été faite à l'aide des différents grossissements de Zeiss, depuis AI jusqu'à 1/18 de pouce, et à l'aide des nouvelles lentilles apochromatiques que M. le Professeur J. B. Carnoy a bien voulu mettre à notre disposition.

CHAPITRE I.

TERMINAISON DES NERFS DANS LE TUBE DIGESTIF.

La description du mode d'innervation du tube digestif de la sangsue demande, pour être bien comprise, la connaissance préliminaire de la structure et de la forme de cet organe : sur les préparations, faites comme j'ai dit plus haut, je distingue d'abord à la face profonde et seulement à quelques endroits la couche épithéliale formée par des cellules polygonales; je ne m'étends pas sur les caractères anatomiques de ces cellules. Par leur base, elles sont fixées au tissu conjonctif sous-muqueux qui est constitué par des cellules dites conjonctives, d'une forme quelque peu spéciale, et par une substance fondamentale qui est homogène ou fibrillaire. Ce tissu conjonctif

s'étend au-dessus et forme un stroma dans lequel sont logés tous les autres éléments constituants de la paroi digestive, tels que fibres musculaires, fibres et cellules nerveuses, vaisseaux capillaires, etc.

Au-dessus de la couche épithéliale et de la mince lame du tissu conjonctif, on observe, en relevant le microscope (muni de G. IV de Zeiss), de petites fibres musculaires à direction parallèle à l'axe du tube digestif. Ni Gscheidlen ni Ranvier ne font mention de ces fibres, Vignal seul dit « qu'il existe quelques fibres longitudinales généralement plus grêles ». L'examen attentif de mes préparations me permet d'affirmer que ces fibres longitudinales se retrouvent sur tout le contour et dans toute la longueur du tube digestif de la sangsue et il est ainsi établi qu'il existe chez cet animal une couche musculaire longitudinale, située à l'intérieur de la couche circulaire. Les fibres longitudinales se caractérisent comme fibres musculaires par la présence d'un petit cylindre central granuleux rouge ou violet; le cylindre protoplasmatique est côtoyé de part et d'autre par une petite bande homogène, incolore, la gaîne contractile, ces caractères anatomiques ne se retrouvent que dans la fibre musculaire et la distinguent des fibres conjonctives ou élastiques.

Ces fibres musculaires longitudinales ont rarement un diamètre qui dépasse la moitié de celui des fibres circulaires; souvent il est moindre, et parfois diminue jusqu'à cette limite où la présence nette du cylindre protoplasmatique et de la gaîne contractile ne s'observe plus et où l'on se trouve ainsi devant une fibre longitudinale dont on ne peut affirmer la nature musculaire ou conjonctive.

Quoique grêles, ces fibres longitudinales sont généralement longues, on pourrait même dire, très longues; j'en ai rencontré beaucoup qui mesuraient de 0,4 à 0,7 de millimètre, il y en a de plus longues encore que je n'ai pu poursuivre sur tout leur trajet.

Comme je le disais déjà plus haut, ces fibres sont constituées par un petit cylindre central, coloré en rouge violet par l'or réduit, granuleux et rectiligne, entouré par une gaîne incolore et presque homogène; vers le milieu de la longueur du cylindre protoplasmique, assez souvent un peu latéralement, on observe le noyau resté incolore. Ces fibres longitudinales, pas plus que les circulaires, ne sont juxtaposées les unes aux autres; j'ai

mesuré entre des fibres qui avaient elles-mêmes un diamètre de 4 à 6 μ, une distance de 50 à 70 μ.

Quels sont les contours périphériques de cette fibre musculaire longitudinale, comment se termine-t-elle à ses extrémités? On observe avec certitude qu'elle donne à droite et à gauche sur tout son trajet des branches latérales nombreuses, dont les unes vont s'anastomoser avec la fibre la plus voisine, dont les autres se réunissent avec une fibre située plus loin; les deux extrémités se ramifient également en un grand nombre de branches qui vont se jeter sur les fibres voisines. Ces branches latérales et ces ramifications sont formées par la même substance que la gaîne contractile, elle est donc de nature musculaire et non de nature tendineuse ou conjonctive, et encore moins de nature nerveuse (1).

Je résume cette observation dont la plupart des détails sont représentés dans la fig. 1, pl. I, en disant qu'il existe dans le tube digestif de la sangsue une couche musculaire longitudinale, située à l'intérieur de la couche musculaire circulaire déjà connue. Elle est formée sur le même type que celle-ci et constituée par des fibres musculaires lisses, grêles, à cylindre protoplasmique, légèrement aplaties, longues, distantes les unes des autres; elles sont munies sur tout leur parcours de branches latérales nombreuses et elles se ramifient à leurs extrémités : par ces branches et ramifications, ces fibres longitudinales sont fréquemment anastomosées entre elles et forment de la sorte un réseau contractile continu. Les branches anastomotiques qui relient en si grand nombre les fibres longitudinales, deviennent beaucoup plus rares entre les fibres musculaires de la couche circulaire.

Par les travaux d'un grand nombre d'auteurs, les connaissances acquises sur la structure de ces fibres circulaires sont assez complètes : ces fibres sont constituées par un cylindre central qui est granuleux et coloré par l'or, renfermant le noyau vers le milieu de sa longueur; sur un assez grand

(1) Après avoir observé ces branches latérales sur les fibres musculaires lisses de la *Nereis* et de l'*Asteracanthion rubens*, G. Schwalbe se demanda si elles ne constituaient pas les fibrilles nerveuses terminales de ces fibres musculaires (*Archiv f. Mikr. Anat.* 1869, Bd. V, p. 225, pl. XIV, fig. 13 et 14). Dans la sangsue, cela n'est pas, car ces branches anastomotiques n'ont pas fixé l'or, et les vraies fibrilles nerveuses, qui, elles, sont colorées par l'or, sont bien plus fines; j'ajoute encore que j'ai étudié aux laboratoires maritimes de Concarneau et Roscoff les fibres musculaires des animaux marins indiqués par Schwalbe, que j'y ai observé la disposition anatomique signalée par cet auteur, mais que je rapporte ces branches latérales à la fibre musculaire qni se ramifie.

nombre de fibres j'ai observé, comme Heidenhain, que les granules du cylindre central, au lieu d'être répartis uniformément sur toute la longueur, s'étaient réunis en petits amas d'un même volume et également espacés les uns des autres (fig. 2, *c*). Cet auteur rattache cette disposition des granules à l'onde contractile de la fibre musculaire; c'est possible, mais je ne connais jusqu'ici aucun argument pour appuyer cette interprétation. Ce cylindre central est jeté dans le moule encore peu défini du protoplasme et nommé en conséquence cylindre protoplasmique. Comme dans toutes les substances protoplasmiques, on a cherché et trouvé dans celle-ci un reticulum renfermant les granules (1).

Le cylindre protoplasmique, qui est scindé parfois en plusieurs cylindres plus petits, est entouré par une gaîne incolore, généralement homogène aux faibles grossissements; aux forts grossissements on observe qu'il est légèrement et uniformément granuleux, présentant une striation suivant sa longueur. On pourrait peut-être en induire qu'il existe dans la fibre musculaire vivante une structure fibrillaire ou réticulée : au reste, cette question a été discutée depuis longtemps (2) et de tous les côtés; je n'insiste pas, car je suis d'avis que les sciences anatomiques et physiologiques doivent faire encore des progrès considérables pour qu'elles puissent délimiter rigoureusement le rôle et l'importance des fibrilles observées dans les fibres musculaires. L'incertitude qui règne à ce sujet est tellement grande, que des auteurs se sont demandé si la gaîne dite contractile est réellement la partie active dans la fibre musculaire qui se raccourcit : Leydig, Schwalbe et d'autres opinent pour la négative et jettent plutôt les yeux sur le cylindre protoplasmique. Cependant la plupart des auteurs sont d'un avis contraire et regardent la gaîne périphérique comme la partie contractile de la fibre; sans entrer plus profondément dans cette question, je me contente d'affirmer que cette dernière opinion a certainement beaucoup d'arguments en sa faveur.

Une autre question, qui est posée par tous les auteurs à propos de chaque élément anatomique, est celle de l'existence de la membrane : d'après Gscheidlen, les fibres musculaires de la sangsue possèdent une

(1) Leydig (Fr.), *Zelle und Gewebe*. Bonn, 1885, p. 126.

(2) J. v. Holst, dans son mémoire *De Structura musculorum in genere et annulatorum musculis in specie* (Dorpati, 1846), souleva déjà cette question.

membrane périphérique; d'après Ranvier et Vignal, cette membrane n'existe pas. Cependant si l'on jette les yeux sur les dessins donnés par ces trois auteurs, on remarque que les contours de la fibre sont reproduits exactement de la même manière. A ce sujet je me suis demandé si la gaîne contractile, vue au microscope, se présente comme le fait un mince tube de verre homogène, par exemple le tube capillaire de l'électromètre de Lippmann; il me semble que non; vers la périphérie de la gaîne contractile, il y a quelque chose de modifié, de condensé, ce que Gscheidlen, Ranvier et Vignal représentent dans leurs figures par une ligne continue; le premier seul donne au plan périphérique formé par cette ligne le nom de membrane. Il me semble donc qu'il n'existe pas une différence d'observation, mais une différence de dénomination, et il suffirait peut-être pour se mettre d'accord, de s'entendre sur la valeur du terme « membrane ». Mais cette entente ne se fera pas encore de si tôt, la discussion, qui est aussi vieille que la connaissance des fibres lisses, n'éclaircit point ce fait parce que l'observation est trop peu concluante.

Ranvier et Vignal ont décrit aux extrémités des fibres circulaires, isolées d'après la méthode de Weissmann, une bifurcation en deux, parfois en trois branches : sur les fibres observées en place dans la couche musculaire, je remarque que cette ramification est assez souvent plus nombreuse. Les premières branches (fig. 2, *a*) se subdivisent encore et celles qui en résultent vont se réunir, les unes avec la première fibre voisine de droite ou de gauche, les autres avec la deuxième, la troisième fibre voisine. La branche de subdivision qui s'anastomose avec le corps d'une fibre, au lieu de se souder avec elle en bloc, se résoud parfois d'abord en un grand nombre de branches plus petites encore qui, elles, se fusionnent avec la gaîne contractile (fig. 2, *b*). J'ai observé assez fréquemment ce mode de soudure, et je crois qu'il est assez général. Quant à la nature de cette anastomose musculaire, est-ce une continuité ou une simple contiguïté de la substance contractile? — il m'est impossible de la déterminer sûrement; ici, entre les fibres circulaires, j'opine plutôt pour la contiguïté et je suis tenté d'en conclure que l'onde contractile ne se propage pas d'une fibre à une autre fibre. Entre les fibres longitudinales, la substance de la gaîne contractile paraît continue, (fig. 1) et là l'excitation motrice imprimée à une fibre se transmet peut-être au loin par les anastomoses musculaires.

Les fibres musculaires circulaires entourent le tube digestif sur tout son pourtour et dans toute sa longueur ; comme on sait, elles ne forment pas une couche continue, elles sont écartées les unes des autres. Parfois elles se rapprochent beaucoup, Ranvier a dit même que les fibres circulaires espacées se réunissent au niveau du rétrécissement situé entre deux culs-de-sac et y forment des bandes musculaires épaisses. Cependant, lors de l'isolement de la tunique musculaire digestive, je remarquai qu'à l'aide des pincettes je pouvais arracher facilement ces bandes musculaires et cela sans entamer la paroi digestive ; j'observe ensuite au microscope la paroi digestive à l'endroit où étaient ces bandes, et j'y vois des fibres circulaires espacées, comme il en existe ailleurs ; j'examine ensuite les bandes musculaires laissées en place sur la paroi digestive et je vois qu'elles passent au-dessus de tous les nerfs viscéraux ; je signale enfin la terminaison fusiforme des fibres qui constituent ces bandes ainsi que leur innervation qui sera décrite plus loin : toutes ces considérations prouvent que ces bandes musculaires n'appartiennent nullement à la tunique musculaire du tube digestif et qu'il faut les classer parmi les muscles de la paroi du corps ou muscles volontaires.

Le tissu conjonctif qui occupe les intervalles des fibres circulaires et longitudinales, qui pénètre jusqu'aux cellules épithéliales, recouvre encore extérieurement la tunique musculaire et y forme une couche qui est l'analogue de la tunique sous-séreuse du tube digestif des vertébrés ; puis sans limites bien précises, sans former des cavités séreuses étendues, le tissu conjonctif s'étend plus au dehors et va s'attacher à la paroi du corps, accompagnant, soutenant les éléments vasculaires, nerveux et musculaires qui parcourent la région comprise entre le tube digestif et la paroi du corps.

Si l'on considère la forme générale du tube digestif, observé à l'œil nu ou à la loupe, on sait par les travaux des anatomistes qu'à la ventouse orale fait suite le pharynx, puis l'œsophage qui aboutit à un estomac long et muni de nombreux culs-de-sac latéraux ; il se termine par l'intestin rectal rectiligne.

Je viens d'exposer la forme et la structure du tube digestif, particulièrement celles de ses deux tuniques musculaires, j'aborde en ce moment l'étude de l'innervation de cet organe.

J'ai dit plus haut que j'enlevais tout le tube digestif en quatre lambeaux; si j'examine, avec l'objectif A et l'oculaire I de Zeiss, le lambeau antérieur,

voici ce que j'observe (fig. 3) : vers le milieu de la préparation, au niveau de la ligne supérieure ou dorsale, je vois deux gros nerfs parallèles (fig. 3, *a* et *b*) éloignés l'un de l'autre de 0,16 à 0,17 millimètres, qui sont reliés entre eux par quelques petites branches anastomotiques (fig. 3, *e*) et munis d'un assez grand nombre de cellules ganglionnaires, dont la plupart sont unipolaires (fig. 3, *d*). Ces nerfs sont parallèles à l'axe du tube digestif, présentent des petites sinuosités en rapport avec la rétraction de la paroi digestive, puis une courbure externe plus grande : à ce niveau se détache latéralement un tronc nerveux assez considérable (fig. 3, *f* et *f'*). Si on le poursuit, on remarque qu'il se dirige vers le sommet d'un cul-de-sac (fig. 3, *h*) et l'on observe ainsi que l'inflexion plus grande ainsi que l'émission des deux nerfs latéraux existent en face des culs-de-sac. Examinant de plus près les deux nerfs dorsaux, on voit qu'il s'en détache encore, sur tout leur parcours, d'autres branches nerveuses plus petites qui se dirigent transversalement vers la tunique musculaire.

Déplaçant maintenant la préparation à droite, parce que l'incision du tube digestif a été faite à droite de la ligne médiane ventrale, j'observe au microscope à gauche, vers les confins latéraux du lambeau digestif, un troisième nerf longitudinal, analogue aux deux premiers mais plus volumineux, situé sur la ligne médiane ventrale (fig. 3, *c*), c'est le nerf viscéral décrit par Brandt. Il est parallèle à l'axe du tube digestif, parallèle aux deux nerfs dorsaux; en face des culs-de-sac, il donne également, mais, lui, des deux côtés et d'ordinaire au même endroit, une grosse branche latérale et transversale (fig. 3, *g* et *g'*) ; à d'autres niveaux, il donne encore des branches plus petites. Les grosses branches inférieures remontent sur la face latérale de la paroi digestive et se réunissent nettement aux branches supérieures au niveau des culs-de-sac ; sur leur trajet, ces grosses branches donnent des branches latérales plus petites, qui se divisent encore, s'anastomosent entre elles et avec les branches voisines; toutes sont munies de cellules ganglionnaires; de là résulte donc un plexus ganglionnaire qui entoure toute la circonférence du tube digestif, et qui s'étend, ainsi que les nerfs longitudinaux, d'une extrémité à l'autre de l'intestin. A part quelques petites variations, on observe en effet la même disposition sur le deuxième, le troisième et le quatrième lambeau digestif. Les nerfs longitudinaux y conservent sensiblement le même volume.

Comment ces trois nerfs se terminent-ils aux deux extrémités du tube digestif? Comment se réunissent-ils au collier œsophagien? Comment se comportent-ils en face des deux derniers culs-de-sac et de la partie rectale? Mes recherches n'ont pas encore élucidé ces points. Je me suis demandé également si les trois nerfs longitudinaux reçoivent, durant leur trajet, des nouvelles racines venant de la chaîne ganglionnaire, et encore si ces nerfs n'envoient point des branches nerveuses à d'autres organes qu'au tube digestif, par exemple au système circulatoire, au système génital, aux glandes segmentaires? Ce sont des questions à résoudre par des observations ultérieures; pour le moment, je ne possède point les données suffisantes pour y répondre.

Quoi qu'il en soit de ces points intéressants, mes observations me permettent dès maintenant d'affirmer qu'outre « le nerf intestinal découvert chez la sangsue par Brandt, lequel nerf court sur la face inférieure du canal digestif et lui envoie des rameaux ainsi qu'à ses cavités cœcales (1), » il existe chez cet animal deux nerfs analogues, possédant des cellules ganglionnaires, qui occupent la partie médiane de la face supérieure du tube digestif. *Le système viscéral est donc formé par trois nerfs principaux : un nerf ventral, le plus volumineux, et deux nerfs dorsaux.* Ces trois nerfs sympathiques, *longitudinaux*, émettent des branches latérales sur tout leur parcours et principalement en face des culs-de-sac : à ce niveau, le nerf ventral envoie de chaque côté une branche nerveuse transversale, et les deux nerfs dorsaux une branche du côté externe seulement. Les rameaux nerveux supérieurs et inférieurs vont à la rencontre les uns des autres; ils se divisent, se subdivisent et s'anastomosent entre eux; ils portent sur divers points de leur trajet des cellules ganglionnaires et forment le plexus fondamental ganglionnaire. A ma connaissance, aucun des auteurs, tels que Hermann, Leydig, etc., qui se sont occupés de la description du système nerveux de la sangsue, n'a signalé l'existence des deux nerfs viscéraux supérieurs. Il en est de même de ceux qui ont étudié la terminaison des nerfs dans le tube digestif; ni Gscheidlen, ni Ranvier, ni Vignal n'indiquent l'origine et la formation du plexus fondamental du tube digestif de la sangsue. Ces trois

(1) GEGENBAUR (C.) : *Manuel d'anatomie comparée.* Paris, 1874, p. 190. Cfr. CLAUS (C.) : *Traité de Zoologie.* Paris, 1884, p. 561.

auteurs ont décrit minutieusement la structure du plexus fondamental, dont je vais m'occuper à mon tour, mais seulement pour préciser sa situation par rapport aux deux couches de la tunique musculaire.

Si j'examine les nerfs longitudinaux et le plexus fondamental sur ces mêmes préparations, mais avec un plus fort grossissement, au moins avec Zeis D, 2 et encore mieux avec G, 4, je distingue sans peine que les deux nerfs dorsaux et le nerf ventral sont situés en dehors de la tunique musculaire, dans la tunique conjonctive qui entoure la tunique musculaire; là où les bandes musculaires transversales sont restées en place, je remarque qu'elles passent au-dessus des nerfs longitudinaux qui n'ont aucun rapport avec elles, je signalais déjà ce fait plus haut. L'historique de la question nous a appris que les nerfs et les cellules ganglionnaires du plexus fondamental seraient situés, d'après Gscheidlen, soit entre, soit au dehors des fibres musculaires circulaires ; d'après Ranvier et Vignal, au dehors de ces mêmes fibres. Cependant si j'examine les nerfs transversaux qui se dégagent des trois nerfs longitudinaux, même les gros nerfs qui partent en face des culs-de-sac, j'observe qu'ils pénètrent d'ordinaire plus profondément dans la paroi digestive, qu'ils traversent la couche musculaire circulaire et qu'ils vont se répandre en dedans de cette couche circulaire et en dehors de la couche longitudinale. Il arrive parfois que des travées de ce plexus, situé ainsi entre ces deux couches musculaires, se relèvent et passent au-dessus de quelques fibres circulaires, mais bientôt elles redescendent et continuent au-dessous des fibres circulaires. Cette dernière disposition n'étant pas fréquente, je me crois autorisé à dire que le plexus fondamental ganglionnaire du tube digestif de la sangsue est situé entre les deux couches musculaires; les travées nerveuses qui passent en dehors des fibres circulaires sont peut-être comparables aux troncs nerveux qui sont situés dans la tunique sous-séreuse du tube digestif des vertébrés et qui passent à travers la couche longitudinale au plexus myentérique.

J'ai indiqué plus haut comment le plexus fondamental ganglionnaire se forme ; mais, cherchant à délimiter son étendue, je me suis demandé où il commence et où il finit. Si je prends comme caractéristique la présence de cellules ganglionnaires, je dois admettre que ce plexus s'étend bien près des fibres musculaires, jusqu'aux ramifications nerveuses très grêles qui avoisinent ces fibres; puis du côté du centre je ne rencontre alors aucune

délimitation entre les trois nerfs longitudinaux et leurs branches transversales, de sorte que ces trois nerfs se rattacheraient, partiellement du moins, au plexus fondamental. Je ne m'appesantis pas davantage sur cette question qui a cependant son importance, car sa solution nous rapprocherait de la solution du rôle physiologique de ce plexus. L'observation chez d'autres animaux et dans d'autres organes permettra peut-être d'éclaircir ces faits.

Gscheidlen, Ranvier et Vignal ont décrit dans leurs mémoires la constitution du plexus fondamental, des cellules et des travées nerveuses ; en général, la méthode à l'or n'est pas bonne pour étudier cette fine structure qui s'observe mieux par d'autres méthodes fixatrices et colorantes. La méthode à l'or permet de bien distinguer l'élément nerveux dans tout son parcours, de poursuivre son trajet et sa terminaison ; elle nous permettra d'indiquer les rapports, quelques-uns au moins, du plexus fondamental avec les fibres musculaires.

Je m'occupe d'abord de l'innervation des fibres circulaires ou plutôt d'une seule fibre circulaire, et voici ce que j'observe à ce sujet. Si, à l'aide de grossissements assez considérables, au moins G, 4, et sur des préparations bien colorées et bien faites, j'examine l'extrémité d'une fibre circulaire, je vois que chacune de ses branches de ramification est d'ordinaire côtoyée et contournée par une fine fibrille nerveuse ; là où les branches musculaires se réunissent pour former le corps de la fibre lisse, les fibrilles nerveuses se réunissent également en une fibrille quelque peu plus volumineuse. Poursuivant cette fibrille nerveuse sur la fibre musculaire, on arrive bientôt à une travée nerveuse du plexus fondamental qui croise obliquement ou perpendiculairement la fibre musculaire ; la fibrille nerveuse se réunit à la travée du plexus et celle-ci émet de l'autre côté une nouvelle fibrille qui borde et entoure de la même manière la fibre musculaire ; on rencontre une deuxième travée du plexus, de laquelle part une fibrille qui se bifurque sur la surface de la fibre musculaire, l'une des branches de bifurcation est la fibrille déjà examinée, l'autre branche continue le parcours de celle-là, entoure la fibre musculaire jusqu'à ce qu'on arrive à un troisième nerf du plexus fondamental ; elle s'anastomose avec ce nerf, qui donne du côté opposé une nouvelle fibrille qui côtoie à son tour la fibre musculaire. On peut rencontrer une quatrième travée du plexus fondamental qui croise une même fibre circulaire et qui donne une ou deux fibrilles latérales. Je dis donc avec

Gscheidlen, Ranvier et Vignal que la travée du plexus fondamental émet en face de la fibre circulaire une ou deux fibrilles nerveuses qui côtoyent la fibre musculaire, mais je signale cet autre fait, sur lequel j'appelle l'attention, c'est que la longue fibre musculaire est croisée deux, trois, quatre, cinq fois par les nerfs du plexus fondamental et que chaque fois le même fait s'observe, donc chaque fibre musculaire reçoit plusieurs fibrilles nerveuses, parfois jusqu'à cinq et six fibrilles : les fibrilles côtoient parfois parallèlement la fibre musculaire, mais plus souvent elles forment des zigzags ou décrivent même autour d'elle une spirale irrégulière et anguleuse. Elles se bifurquent parfois sur leur parcours et l'une des branches se dirige vers une fibre musculaire voisine où elle s'anastomose avec une fibrille analogue. De même aux extrémités des fibres musculaires, la fibrille nerveuse se divise en plusieurs fibrilles qui accompagnent les branches musculaires et qui vont s'anastomoser avec la fibrille nerveuse qui côtoie la fibre musculaire avec laquelle s'anastomosent les branches de bifurcation de la fibre musculaire. Les fibrilles émises par le plexus fondamental forment donc un nouveau plexus, c'est le plexus dit périphérique, terminal ou tertiaire; on ne peut distinguer ici un plexus secondaire ou de transition. Cependant on remarque que les fibrilles de ce plexus accompagnent partout la fibre musculaire et on se demande aussitôt quels rapports existent entre ces deux éléments. Assez souvent on voit entre la fibrille et la membrane périphérique de la gaîne contractile un petit espace qui les sépare, donc là il n'existe aucun rapport, soit de contiguïté, soit de continuité; à d'autres endroits la fibrille est appliquée intimement sur la gaîne contractile, elle s'épaissit à certains moments et présente alors les varicosités signalées déjà par Gscheidlen; parfois elle est munie d'une anse latérale qui embrasse la fibre musculaire; d'autres fois enfin, même dans les préparations très bien réussies, la fibrille, au lieu de s'anastomoser avec une fibrille voisine, paraît se perdre complètement et librement sur la gaîne contractile. Bref, la disposition des fibrilles de ce plexus est certainement très complexe, beaucoup plus complexe qu'on ne l'a dit jusqu'ici et que je ne le dis moi-même.

Cependant tout cela ne constitue pas encore l'innervation motrice proprement dite de la fibre musculaire; celle-ci se fait de la manière déjà décrite par Ranvier et Vignal : la travée nerveuse du plexus fondamental émet au niveau où elle croise la fibre musculaire, une petite branche laté-

rale qui se termine, après un court trajet, dans la partie périphérique de la gaîne contractile : cette terminaison a d'ordinaire la forme d'un disque ou cône aplati et mérite ainsi le nom de plaque ou tache motrice. Cette tache motrice n'est pas appliquée sur la fibre, mais elle *pénètre dans la gaîne contractile;* en outre elle n'est pas homogène, mais *formée par de nombreux petits granules.* La plupart des taches motrices que j'ai observées étaient régulières et délimitées uniformément; ce qui est normal, je crois, tandis que celles qui ont la forme de « renflements irréguliers et à bords sinueux » (Ranvier), seraient peut-être quelque peu altérées par la préparation. Très souvent la fibrille terminale à tache motrice, au lieu de partir directement de la travée du plexus fondamental, tire son origine de la fibrille nerveuse du plexus périphérique, généralement tout près de l'endroit où celle-ci se dégage du plexus fondamental. L'existence de ces fibrilles terminales à plaques ou taches motrices n'est pas douteuse. Si Gscheidlen les a méconnues, c'est qu'il les a confondues avec les varicosités dont Ranvier et Vignal ne parlent point, mais que j'ai observées également.

J'ai déjà fait remarquer qu'une même fibre musculaire est croisée par plusieurs nerfs du plexus fondamental et qu'elle est côtoyée par un nombre encore plus grand de fibrilles du plexus périphérique ; il est certain de même que la travée du plexus fondamental ne donne pas une fibrille à tache motrice à chaque fibre musculaire qu'elle croise ; il est certain, en outre, que la plupart des fibrilles du plexus périphérique se dégagent du plexus fondamental et s'anastomosent entre elles sans donner sur aucun point de leur trajet une fibrille terminale à tache motrice ; cependant j'ai remarqué sur quelques fibres musculaires que chacune d'elles possède plusieurs fibrilles à tache motrice, plusieurs taches motrices; j'en ai pu poursuivre une qui est munie de quatre taches motrices (fig. 4 et 4^{A}) : à ma connaissance, aucun des auteurs qui se sont occupés de l'innervation des muscles lisses, n'a signalé l'existence de plusieurs taches sur une même fibre, fait que j'ai observé avec netteté et certitude. L'examen de mes préparations ne me permet pas de dire que la plupart ou que toutes les fibres musculaires possèdent cette innervation multiple, car il est assez rare de pouvoir examiner une fibre sur toute son étendue. Cependant, ce fait une fois bien constaté sur une fibre et vu l'identité de condition et de situation des autres fibres circulaires, on peut supposer peut-être qu'il est assez général; peut-

être y a-t-il pour une même fibre un certain rapport ou parallélisme entre le nombre des fibrilles terminales à taches motrices et celui des fibrilles latérales du plexus périphérique et des travées du plexus fondamental. Quoi qu'il en soit de la fréquence de cette innervation multiple, je puis conclure toutefois de mes observations que l'excitation motrice peut donc s'exercer, pour certaines fibres lisses, par différentes voies. Le moment précis de l'excitation périphérique se fait-il simultanément, ou successivement, ou isolément dans les différentes taches motrices? Je ne saurais le dire, mais je pense que la fibre circulaire représentée dans la figure 4 peut être excitée par un courant nerveux transmis par le nerf *c*, par un autre courant transmis par le nerf *d* et par un troisième courant transmis par le nerf *e*, en un mot, que cette fibre est soumise à l'influence du nerf ventral de Brandt et au nerf dorsal *a* qui peut agir par deux voies; enfin il faut encore citer l'excitation motrice transmise de loin par les travées du plexus fondamental et peut-être par celles du plexus périphérique. De cette observation anatomique je déduis cette hypothèse physiologique : que l'excitation motrice de la fibre circulaire a différents sièges ou centres qui pourront agir, soit simultanément, soit isolément, soit successivement.

D'après Ranvier et la plupart des auteurs, le plexus périphérique établirait des anastomoses entre les fibres nerveuses terminales; mais si c'est là son unique raison d'être, je me demande pourquoi les fibrilles qui forment ce plexus périphérique, dit encore plexus intramusculaire, enlacent aussi intimement la fibre musculaire, pourquoi se répandent-elles sur toutes les branches musculaires, pourquoi tous ces détours, tous ces circuits et ne pas prendre un chemin plus direct, comme celui qu'on voit être suivi par les travées du plexus fondamental? On voit des fibrilles du plexus périphérique qui accompagnent et entourent continuellement la fibre musculaire et qui achèvent cependant tout leur trajet sans présenter nulle part une fibrille terminale à tache motrice; quelle est là la raison du rapport entre le trajet de l'élément musculaire et celui de l'élément nerveux? Tout cela me fit penser qu'il existe entre la substance nerveuse et la substance musculaire d'autres rapports que ceux établis par les taches motrices, et me fit revenir souvent à l'examen microscopique des fibres musculaires circulaires et des fibres nerveuses qui les côtoient. Je suis parvenu à voir quelquefois sur les fibres nerveuses qui sont assez grosses, qu'elles émettent le long de leur parcours

des branches latérales minces qui se dirigent vers la fibre musculaire et se terminent à la gaîne contractile sans présenter une tache motrice : ainsi la fibre nerveuse *b* de la figure 5, qui côtoie la fibre lisse *f*, lui envoie une fibrille terminale avec tache motrice enfoncée dans la gaîne contractile, mais, en outre, elle émet en deçà et au delà de cette fibrille à tache motrice six autres fibrilles qui viennent se terminer à la gaîne contractile sans présenter un épanouissement en tache motrice. Ces dernières fibrilles ne sont-elles pas de nature conjonctive ? Je pense que non, car les plus grosses d'entre elles, les fibrilles *d* et *d'*, sortent de la substance nerveuse de la fibre et ont pris la coloration aurique. Sans vouloir me prononcer d'une manière tout à fait catégorique, je penche à les considérer comme des fibrilles nerveuses terminales sans tache motrice. Les fibres nerveuses plus petites, les fibrilles du plexus périphérique, tout en formant un réseau réel, donneraient de même des petites branches latérales qui se terminent sans renflement sur la fibre musculaire : donc ces fibrilles innervent partout les fibres musculaires autrement que par les taches motrices et voilà pourquoi elles accompagnent peut-être si fidèlement ces fibres contractiles. D'après toutes les données que la science possède, on doit considérer les fibrilles terminales avec épanouissement en petite plaque comme des fibres nerveuses motrices qui déterminent directement la contraction de la fibre musculaire ; en est-il de même de ces fibrilles terminales sans plaque? Sont-elles motrices plutôt que sensitives? Je ne pourrais y répondre et je ne veux pas m'étendre davantage en des considérations trop peu basées sur l'observation et qui peuvent paraître si futiles lorsque des recherches nouvelles établiront la lumière sur ces faits.

En résumé donc, l'innervation de la couche circulaire se fait par les plexus fondamental et périphérique, qui envoient à la fibre musculaire une ou plusieurs fibrilles terminales à tache motrice et, en outre, plusieurs fibrilles terminales sans tache motrice.

Après avoir découvert la couche musculaire longitudinale, j'ai cherché à observer son mode d'innervation. A ce sujet j'ai vu sur les grosses fibres longitudinales qu'elles sont accompagnées par des fibrilles nerveuses de la même manière que les fibres circulaires ; sur les petites fibres longitudinales cette observation devient impossible, parce que les fibrilles nerveuses y sont devenues, je crois, si grêles et, par suite, si peu colorées qu'elles ne se distinguent plus des fibrilles conjonctives. Je n'y ai pas encore constaté sûre-

ment l'existence des fibrilles terminales à tache motrice. Mes observations y sont donc très incomplètes, par suite de la petitesse des éléments ; cependant l'existence de fibrilles nerveuses sur les grosses fibres longitudinales permet peut-être de supposer que l'innervation de cette couche est analogue à celle de la couche circulaire.

En abaissant le microscope, j'ai pu quelquefois poursuivre des fibres nerveuses se dégageant des travées du plexus fondamental, qui traversaient la couche longitudinale et qui allaient, en dessous de cette dernière, se ramifier dans le tissu conjonctif sous-muqueux ; je n'ai pu découvrir comment ces fibres se terminaient, quelques-unes s'arrêtaient librement dans le tissu conjonctif. Cette observation, toute incomplète qu'elle est, mérite également l'attention, je crois ; car il me paraît probable que ces fibres doivent être rapprochées du plexus de Meissner du tube digestif des vertébrés et être considérées comme des fibres sensitives qui recueillent les impressions sensitives inconscientes du tube digestif. Ces impressions sensitives, transmises par les fibres nerveuses centripètes, gagnent les centres réflexes et s'y transforment en incitations motrices qui, à leur tour, déterminent les mouvements péristaltiques. Le plexus ganglionnaire fondamental constitue-t-il un centre réflexe périphérique situé dans l'organe même ? Je ne pourrais donner une réponse positive à cette question, la plupart des auteurs lui refusent cette fonction ; l'étude générale que j'ai faite sur l'innervation des appareils à mucles lisses m'a amené à être d'une opinion contraire. J'espère trouver plus tard l'occasion de développer cette thèse et de la confirmer par de nouvelles recherches.

J'employais plus haut le terme de fibres *sensitives;* j'ai hésité à le faire, car ce qui m'a frappé surtout dans l'étude des travaux parus sur les terminaisons des nerfs dans le tube digestif et appareils analogues, c'est le silence presque absolu des auteurs sur les fibres sensitives inconscientes : tous décrivent les nerfs de la paroi digestive, vésicale, utérine, etc., et les appellent nerfs moteurs, sans y signaler ou y réfuter l'existence si probable de fibres sensitives comprises dans ces nerfs. Ce côté de la question est encore complètement à étudier ; j'ai quelque espoir que la nouvelle méthode d'Ehrlich facilitera cette étude ; ce qu'elle m'a permis de voir jusqu'ici me fait croire qu'elle sera supérieure, sous certains rapports, à celle du chlorure d'or.

CHAPITRE II.

TERMINAISON DES NERFS DANS LES VAISSEAUX CONTRACTILES DE LA SANGSUE.

Lorsque j'extrayais de la sangsue le tube digestif, la pointe du scalpel rasait la paroi du corps pour ne pas entamer les culs-de-sac qui font saillie et obtenir ainsi de grands lambeaux : comme les vaisseaux sanguins longitudinaux sont voisins de la paroi digestive, ils étaient enlevés en même temps qu'elle. Quand, plus tard, je mettais à nu la tunique musculaire du canal digestif, en enlevant les brides conjonctives, les bandes musculaires et les vaisseaux sanguins, je ne perdis aucune de ces parties que l'or réduit avait colorées, j'en faisais des préparations distinctes et je les examinai. Je fus conduit ainsi à l'étude de la constitution de la tunique contractile des vaisseaux sanguins et à celle de leur innervation. La technique que j'ai suivie se trouve donc connue; j'ajoute encore quelques détails. Après avoir isolé sur le lambeau digestif, à l'aide de pincettes, le vaisseau longitudinal et ses branches latérales, je le débarrasse au mieux du tissu conjonctif qui l'environne, puis je l'étends comme tel sur une lame et le monte dans la glycérine : les vaisseaux de la sangsue, même les plus volumineux, sont encore assez transparents pour être étudiés en entier au microscope. Dans un autre mode de préparation, après avoir isolé et nettoyé le vaisseau, j'y introduis la fine pointe d'une aiguille, puis à l'aide de la pointe du scalpel, je coupe longitudinalement le vaisseau, en même temps que je le fais glisser le long de la pointe de l'aiguille. Je répète cette petite manœuvre et le vaisseau est bientôt fendu dans toute sa longueur. Je l'étends alors complètement avec la face intérieure en bas dans l'une préparation, en haut dans l'autre préparation. Les préparations obtenues d'après ces deux procédés laissent voir tous les détails de structure avec netteté, avec clarté et cela dans la position respective que les éléments occupent dans la paroi vasculaire au milieu de l'organisme même.

Plusieurs auteurs, Leydig entre autres, ont observé et décrit la paroi des vaisseaux contractiles de la sangsue; ils y distinguent une tunique interne, une tunique externe, toutes deux formées par la substance conjonctive, homogène ou fibrillaire, puis une tunique moyenne formée seule-

ment, d'après eux, par des fibres musculaires lisses circulaires et qui constitue la partie contractile du vaisseau.

Étudions d'abord cette tunique musculaire, et cela pour plus de simplicité, dans les branches latérales des troncs longitudinaux : là, j'observe une couche contractile formée par des fibres espacées les unes des autres et dont l'étude est facile. La plupart des fibres sont circulaires, mais en dessous ou plutôt en dedans d'elles, on en voit d'autres, moins en nombre et en volume, qui sont obliques et longitudinales : ce fait d'observation me permet immédiatement de conclure que dans les branches vasculaires il n'existe pas seulement une couche contractile circulaire qui a pour fonction de rétrécir le vaisseau, mais aussi une couche contractile longitudinale qui le raccourcit.

Les fibres musculaires des vaisseaux ont une constitution analogue à celles du tube digestif, c'est-à-dire un cylindre protoplasmatique renfermant le noyau, puis une gaîne contractile : leur diamètre et l'espace qui les sépare varient en raison du diamètre du vaisseau. Elles sont petites et distantes dans un petit vaisseau; elles se rapprochent et deviennent volumineuses à mesure que le vaisseau gagne en importance. Un fait à signaler, c'est que les fibres circulaires ne présentent jamais sur leur parcours de branches latérales, et qu'elles ne s'anastomosent donc jamais entre elles. En dessous de ces fibres circulaires, on observe les fibres obliques et longitudinales, qui sont moins nombreuses et généralement plus petites que les fibres circulaires; elles ne sont pas juxtaposées avec ordre, et n'ont pas une direction parallèle; au contraire, elles se croisent entre elles d'une manière assez irrégulière et forment de la sorte un réseau à mailles très variables. Cette disposition me parut extraordinaire et il fallait en trouver la cause. Pendant que je cherchais à poursuivre sur tout son parcours une même fibre circulaire pour déterminer ainsi sa longueur et la forme de ses extrémités, je remarquais que cette fibre circulaire, soit sans bifurcation, soit après bifurcation, dévie de sa direction transversale, passe sous les fibres circulaires voisines, devient oblique et longitudinale : en parcourant mes différentes préparations, je remarque partout à l'évidence que toutes les branches musculaires longitudinales ou obliques, en un mot toutes les branches de la couche contractile interne ne sont que les extrémités des fibres circulaires. Tantôt c'est la fibre tout entière qui devient oblique comme telle

(fig. 8 *b*); tantôt elle se bifurque et chacune de ses branches s'incurve en sens opposé (fig. 8 *c*); tantôt elle se bifurque en deux endroits différents (fig. 11 *b*); tantôt elle se divise au même endroit en trois branches (fig. 9 *c* et 12 *b*), qui prennent des directions obliques diverses; enfin, plusieurs autres dispositions peuvent encore se présenter. Si l'on remarque que chaque fibre circulaire devient oblique à un niveau différent, que ces branches obliques suivent toutes un trajet différent et s'étendent au loin, on comprend qu'il en résulte une couche contractile longitudinale à fibres entrecroisées et juxtaposées sans ordre : voilà l'explication de cette disposition.

Les deux extrémités de la fibre passent également dans la couche musculaire interne; il est assez rare que le cylindre protoplasmatique persiste comme tel dans les branches obliques (fig. 8 *b*), tantôt il se scinde en différentes lignes granuleuses, tantôt il est représenté par des amas granuleux accumulés dans les branches obliques entre deux fibres circulaires. Les branches obliques et longitudinales ne s'anastomosent ni entre elles, ni avec les fibres circulaires, elles paraissent se terminer librement dans la substance conjonctive qui occupe les intervalles des fibres de la tunique contractile. Je considère toutes les fibres de cette tunique comme des fibres *circulaires* parce que je n'ai pas encore découvert de noyau dans les branches obliques et qu'ainsi le centre de toutes se trouve dans la partie transversale de leur trajet.

Telle est la structure, la disposition de la tunique contractile, tel est le mode de formation de la couche interne qu'on observe très facilement sur les branches latérales qui partent des vaisseaux longitudinaux : la constitution de ces derniers est tout à fait analogue, seulement les fibres transversales y sont volumineuses et juxtaposées les unes aux autres, la gaîne contractile est relativement mince et le cylindre protoplasmatique très développé, un très petit noyau est blotti dans cette masse granuleuse. Ces fibres musculaires forment une couche circulaire continue et épaisse qui permet à peine de découvrir la couche oblique sous-jacente lorsqu'elle est vue par sa face externe; pour se convaincre de la présence de la couche oblique et pour faire son étude, il faut examiner l'extrémité du vaisseau ou mieux encore le fendre et l'étendre avec la face interne en haut. On peut observer alors que l'extrémité de la fibre circulaire qui paraissait se terminer en fuseau au milieu de la couche circulaire, comme l'a représenté Gscheidlen,

s'incline, au contraire, sous les fibres circulaires voisines et devient oblique. La partie oblique est moins volumineuse et plus aplatie que la partie transversale, elle est constituée d'ordinaire par un ou plusieurs cylindres protoplasmatiques entourés par la gaîne contractile; ici les branches obliques se régularisent davantage, on en observe plusieurs qui suivent le même trajet et sont juxtaposées les unes aux autres (fig. 13) (1).

Le mode de formation de la couche musculaire interne de la tunique contractile des vaisseaux me paraît intéressant au point de vue histogénétique : il m'indique qu'une même fibre contractile suffit primitivement à la double fonction remplie plus tard par deux fibres différentes, la circulaire et la longitudinale ; il permet peut-être de conclure que la couche longitudinale dérive de la couche circulaire soit par division de la fibre circulaire, soit plutôt par le passage total d'un certain nombre de fibres circulaires en fibres longitudinales. La génèse de la couche longitudinale du tube digestif de la sangsue trouverait ainsi une explication naturelle; on comprend mieux également pourquoi le plexus ganglionnaire est situé entre les deux couches de la tunique musculaire. Peut-on transporter cette explication dans l'embranchement des vertébrés où la couche longitudinale accompagne d'ordinaire la couche musculaire transversale? Peut-être partiellement et avec certaines modifications, car chez les vertébrés la couche longitudinale est d'ordinaire externe à la couche circulaire.

Avant de passer à l'étude de l'innervation des vaisseaux, je résume la description que j'ai faite de la tunique contractile : elle est constituée par une couche externe circulaire qui est la plus développée et par une couche interne oblique et longitudinale. C'est une même fibre musculaire lisse qui forme ces deux couches contractiles; en effet, la fibre circulaire dans laquelle se trouve le noyau, passe à un moment donné, soit sans bifurcation, soit après une bifurcation unique ou répétée, simple ou multiple, sous les fibres circulaires voisines, devient ainsi oblique et longitudinale sur une étendue parfois très considérable. Toute la couche interne longitudinale se forme ainsi par les extrémités des fibres musculaires de la couche externe circulaire. Cette seule et même fibre musculaire, lorsqu'elle se contracte, détermine

(1) Le dessin de la figure 13 a été fait d'après une préparation fraîche du vaisseau latéral, traité seulement par l'acide formique; toutes les autres ont été dessinées d'après des préparations au chlorure d'or.

simultanément le rétrécissement et le raccourcissement du vaisseau. Cette conclusion, comme l'observation sur laquelle elle est basée, me paraît tout à fait rigoureuse ; je me contente de signaler combien elle est en opposition avec l'hypothèse, d'après laquelle les muscles circulaires présideraient à la vaso-constriction et les muscles longitudinaux à la vaso-dilatation.

L'étude de l'appareil d'innervation des vaisseaux est facile et concluante chez la sangsue, puisqu'on peut embrasser presque d'un seul coup d'œil toute l'étendue et toute l'épaisseur de la paroi musculaire. Si j'examine un tronçon du vaisseau contractile latéral (fig. 7), je remarque que des branches nerveuses vaso-motrices viennent se jeter sur lui à des niveaux différents (fig. 7 *b*, *b'*, *b''*) ; je ne pourrais dire d'où ces branches nerveuses tirent leur origine, mais, arrivées dans la tunique adventice de la paroi vasculaire, elles s'infléchissent, prennent une direction parallèle au vaisseau, se divisent et par ces branches de division elles s'anastomosent entre elles ; de là résulte un plexus qui est à mailles très larges, formé par des travées assez épaisses, d'ordinaire longitudinales ou obliques. Toute la circonférence de la tunique contractile est entourée par ce plexus qui s'étend d'une manière tout à fait analogue sur les branches musculaires latérales du tronc longitudinal, aussi loin que la couche contractile de ces rameaux vasculaires.

La présence des cellules nerveuses dans la paroi artérielle des vertébrés est une question encore controversée, tendant toutefois à être résolue par la négative ; des observateurs consciencieux, tels que Ranvier et d'autres, affirment, contrairement à Beale et à Hénocque, qu'ils n'ont pu découvrir de cellules ganglionnaires sur les vaisseaux du lapin et de la grenouille. Chez la sangsue, une observation facile, complète et évidente, démontre l'absence totale de cellules nerveuses sur les vaisseaux contractiles longitudinaux et sur leurs branches collatérales; les nerfs vaso-moteurs qu'on peut poursuivre dans toute l'étendue de la paroi vasculaire ne possèdent nulle part de cellules ganglionnaires. Elles n'existent ni dans la paroi vasculaire ni dans son voisinage. C'est un fait d'observation avec lequel la physiologie doit s'accommoder ; à elle de déterminer, à l'aide de l'expérimentation et avec le concours de nouvelles recherches anatomiques, le siège et la cause des contractions rythmiques de ces vaisseaux. J'admets comme Ranvier que les nerfs vasculaires doivent, dans un endroit plus voisin du centre nerveux, être en rap-

port avec des cellules ganglionnaires qui leur fournissent l'incitation motrice; ces cellules constituent le siège, le centre moteur des contractions rythmiques ; mais je n'admets point avec la même conviction que ce centre soit automoteur dans le sens absolu du mot, il peut être réflexe, au contraire, et de là il faut encore rechercher la voie de l'incitation sensitive qui se transforme en incitation motrice dans les centres ganglionnaires, en un mot, rechercher où sont les fibres sensitives afférentes qui transmettent la vraie cause de la contraction, qui est une impression quelconque. Hâtons-nous, cependant, de sortir de ce dédale où je ne vois rien qui soit tout à fait positif, et voyons comment le plexus nerveux non ganglionnaire qui entoure la tunique contractile se met en rapport avec les fibres musculaires de cette tunique.

Cette question attira fortement mon attention lorsque je vis sur mes préparations, d'une part, des fibres musculaires bien distinctes et, d'autre part, des fibres nerveuses également bien visibles, où j'avais ainsi devant les yeux l'élément musculaire et l'élément nerveux qui ont conservé sur une grande étendue la position qu'ils occupent dans l'organisme même. Toutes ces conditions favorables qui se trouvent réunies me font considérer les vaisseaux contractiles de la sangsue comme un meilleur objet que ceux connus jusqu'à ce jour, non seulement pour l'étude de l'innervation des vaisseaux, mais même pour celle de l'innervation des muscles lisses en général. Pour observer chez la sangsue l'innervation vasculaire, il ne faut pas même recourir à la méthode du chlorure d'or ; il suffit d'isoler le vaisseau longitudinal et ses branches collatérales, puis de les mettre sous le microscope, tout au plus doit-on les éclaircir par un acide faible, par exemple l'acide formique ; sur les préparations obtenues ainsi en quelques minutes et à l'aide d'un grossissement peu considérable (Zeiss D, 1) on peut déjà voir tous les détails que j'observai d'abord et que je décris en ce moment sur celles faites d'après la méthode à l'or et à l'aide de grossissements plus forts.

Les rapports du plexus nerveux vasculaire avec les fibres musculaires sont réels, nets, précis et simples, voici comment ils s'établissent : toutes les travées de ce plexus donnent à différents points de leur trajet une petite branche latérale, ordinairement oblique par rapport à la branche mère ; après un petit parcours elle atteint plus ou moins perpendiculairement une fibre musculaire et s'y termine par un petit bouton ovoïde dans la partie périphé-

rique de la gaîne contractile (fig. 8, *f*, *f'* et fig. 10). Cette branche latérale est quelquefois un peu plus importante, elle donne à son tour deux ou trois fibrilles terminales, puis s'arrête elle-même dans une fibre musculaire (fig. 8 *f''*). Le bouton terminal, situé à moitié dans la gaîne contractile à moitié dehors, n'a aucun rapport avec le cylindre protoplasmique; la fibrille nerveuse n'enlace nullement la fibre musculaire, ne forme aucun réseau intra-musculaire, elle est rectiligne et *réellement terminale;* elle constitue le type de ce qu'on a appelé *fibre* ou *fibrille terminale.* On a dit ailleurs que la tache motrice occupait une place très fixe sur le trajet de la fibre; les auteurs les moins rigoureux à ce sujet disent que c'est au voisinage du noyau que la fibre nerveuse se termine: cela même n'est pas exact ici, la tache motrice, ou plutôt le bouton moteur, se place indifféremment sur tous les points de la longueur de la fibre, tantôt en face du noyau, tantôt sur un point quelconque du corps de la fibre, tantôt à l'angle de bifurcation (fig. 12, *e*), tantôt même sur une des branches de bifurcation (fig. 9, *e*) ; il n'y a qu'une seule remarque à faire, c'est que la fréquence du bouton terminal sur une région déterminée de la fibre est en raison directe de son importance anatomique et physiologique; ainsi d'après l'ordre descendant de fréquence, on aurait d'abord le corps de la fibre, ensuite la branche de bifurcation, puis le voisinage du noyau et enfin l'angle de bifurcation. Tout cela s'observe nettement sur un même lambeau de la paroi vasculaire. *L'incitation motrice ou la contraction musculaire se propage donc indifféremment et simultanément dans toutes les directions et dans toutes les branches de la fibre musculaire lisse.*

Toutes les fibres musculaires reçoivent-elles une fibrille terminale? Oui, car on remarque parfois que plusieurs fibres voisines, j'en ai vu jusqu'à cinq (fig. 9, *d*), reçoivent chacune au même niveau une fibrille spéciale; puis les fibres musculaires qui ne sont pas innervées à cet endroit, sont croisées ailleurs par d'autres fibres du plexus nerveux et y sont innervées. Il me paraît donc établi que chaque fibre reçoit une fibre nerveuse spéciale, et qu'en conséquence l'onde contractile ne se transmet pas de l'une à l'autre fibre musculaire. Jusqu'à présent je n'ai pas encore observé avec certitude une innervation multiple pour une même fibre musculaire ; si elle se rencontre, je crois qu'elle est rare. La tache motrice a d'ordinaire une forme ovoïde, surtout dans les branches latérales des vaisseaux longitudinaux; dans

ces derniers, elle se rapproche davantage de la forme d'une petite plaque qui est légèrement enfoncée dans la gaîne contractile, parfois elle paraît même simplement appliquée sur la gaîne : cette dernière forme de terminaison se rapproche ainsi de celle décrite et figurée par Gscheïdlen, mais je n'admets point que la fibrille terminale se résout en des granules alignés qui sont situés entre les fibres circulaires. Quelle que soit la forme du renflement terminal des fibrilles, et quoiqu'ici le bouton ovoïde prédomine, je lui donne le nom de tache motrice ; cette forme peut varier, et il est difficile de trouver toujours la raison de cette variation, mais elle atteint son but, qui est d'augmenter les surfaces de contact entre l'élément nerveux et l'élément contractile. A ce sujet je me demande aussitôt si toute fibrille motrice terminale possède cette expansion ou cette tache. J'ai vu ici dans les vaisseaux de la sangsue que cette expansion nerveuse existait presque sans exceptions ; parfois elle est relativement petite, mais je n'ai constaté son absence que dans quelques cas (fig. 11, *e*).

On a parlé de sensibilité vasculaire et dans ces derniers temps des recherches faites au laboratoire de physiologie de M. Héger ont tenté d'établir son existence : à ce point de vue j'ai examiné la paroi vasculaire pour voir si des fibres sensitives spéciales s'y terminaient en dehors de la fibre musculaire ; je n'en ai point découvert, et à moins de considérer comme telles les fibrilles terminales sans tache motrice, je conclus ici à leur absence.

D'après mes observations, il n'existe dans la paroi vasculaire qu'un seul plexus ; ce plexus doit être considéré, je crois, comme le plexus périphérique ou terminal : je développe cette manière de voir, qui est en opposition avec celle exposée par Ranvier d'après ses recherches sur l'innervation vasculaire chez le lapin. Je crois que l'incitation vaso-motrice prend son origine dans les centres ganglionnaires d'un plexus fondamental situé plus vers le centre et qu'elle est transmise par un ou plusieurs nerfs vaso-moteurs centrifuges qui forment le plexus intermédiaire ; arrivée dans le plexus périphérique situé dans la paroi vasculaire, elle fait contracter les fibres musculaires qui sont innervées plus directement par les nerfs qui lui ont livré passage, mais en même temps elle se propage par les branches anastomotiques dans les troncs nerveux voisins ; elle parcourt ainsi une étendue plus ou moins grande du plexus périphérique et détermine une vaso-constriction sur une étendue proportionnelle, parce qu'elle va exciter *directement*

les fibres musculaires en passant à travers les fibrilles terminales à tache motrice qui se dégagent partout de ce plexus périphérique (1). La raison anatomique des contractions péristaltiques se trouverait donc principalement dans le plexus périphérique ou tertiaire, et la fonction physiologique de celui-ci serait d'étendre le champ d'action d'une incitation motrice centrale. Le plexus nerveux du vaisseau constituerait ainsi une image modèle de la forme et de la fonction du plexus terminal qui se retrouve dans les autres appareils à muscles lisses involontaires et où l'on n'a pu ni le décrire exactement ni définir son rôle.

Dans ce même ordre d'idées, je suis encore amené à dire que, d'après moi, la signification physiologique du plexus fondamental est différente de celle du plexus périphérique : j'admets que ce plexus fondamental ganglionnaire indique l'existence de centres réflexes inconscients, peut-être automateurs, d'où partent les incitations motrices, tandis que le plexus périphérique préside aux mouvements péristaltiques. Je crois que cette interprétation est en harmonie avec les faits anatomiques et les phénomènes fonctionnels déjà connus, mais elle attend l'appui d'une expérimentation physiologique rigoureuse ; je lui accorde la valeur qu'elle comporte et rien de plus.

Avant de passer au troisième et dernier chapitre qui comprend l'innervation des muscles volontaires de la sangsue, je résume les résultats de mes observations sur l'innervation des vaisseaux contractiles : d'après ces observations, des branches nerveuses aboutissent aux vaisseaux longitudinaux en des endroits différents; elles se ramifient dans la tunique adventice, s'envoient entre elles des rameaux anastomotiques et forment ainsi un plexus (périphérique) à mailles allongées et assez larges : de toutes les travées nerveuses de ce plexus partent des fibrilles latérales qui se terminent, après un trajet généralement très court, par un petit renflement d'ordinaire ovoïde dans la partie périphérique de la gaîne contractile de la fibre musculaire. Ce bouton terminal n'occupe aucune place fixe par rapport aux différentes régions de la fibre musculaire, il se trouve sur tous les points du trajet de la fibre musculaire qui forme les deux couches contractiles. Chaque fibre musculaire reçoit en propre une terminaison nerveuse. A la périphérie de ces nerfs vaso-moteurs, il n'existe nulle part de cellules ganglionnaires.

(1) Cela consiste à admettre qu'une incitation motrice transmise par une fibre nerveuse est transmise également par les anostomoses périphériques non ganglionnaires aux terminaisons nerveuses d'autres fibres.

CHAPITRE III.

TERMINAISON DES NERFS DANS LES MUSCLES LISSES VOLONTAIRES DE LA SANGSUE.

Je fus conduit à cette étude de la même manière qu'à celle des vaisseaux : les bandes musculaires qui entourent le tube digestif et qui se classent parmi les muscles volontaires, furent conservées et étudiées à leur tour. Plus tard, au lieu d'enlever complètement le tube digestif après l'injection du jus de citron, je coupai dans le corps entier de la sangsue un morceau d'un centimètre de longueur et le mis comme tel dans le chlorure d'or, puis dans la solution d'acide formique. Après la réduction j'enlève le lambeau digestif et mets à nu la paroi musculaire du corps : l'or a généralement coloré ces muscles, les faisceaux *internes* de cette couche détachés par les pinces constituent également de très bonnes préparations pour l'étude de l'innervation des muscles lisses volontaires. Il faut encore dissocier les bandes musculaires du tube digestif et les faisceaux musculaires de la paroi du corps ; on arrive à les réduire en des faisceaux de quelques fibres seulement, même à isoler parfois complètement les fibres : c'est sur elles qu'on voit très bien les terminaisons nerveuses.

Comme Gscheidlen, Hansen, et cela en harmonie avec la loi générale formulée par Ranvier, j'ai observé sur mes préparations que le nerf latéral de la chaîne ganglionnaire traverse le tissu conjonctif qui entoure les faisceaux musculaires et qu'il s'y ramifie : le rameau arrive en face d'un faisceau musculaire qu'il croise ou côtoie et il lui envoie une branche latérale qui pénètre entre les fibres ; continuant son trajet, il rencontre un deuxième faisceau auquel il donne de même une branche latérale, et ainsi de suite jusqu'à sa propre terminaison dans un faisceau de fibres. Toutes les branches nerveuses, émises par la branche mère, et qui gagnent un faisceau musculaire, se divisent et se subdivisent jusqu'à se résoudre en petites fibres ou fibrilles qui se terminent par une petite plaque située dans la partie périphérique de la gaîne contractile de la fibre musculaire. Les ramifications nerveuses ne s'anastomosent jamais entre elles, elles ne portent jamais des cellules ganglionnaires.

Je ne reviens pas sur les caractères anatomiques des fibres lisses volon-

taires, on sait qu'elles sont très longues et qu'elles sont fusiformes à leurs extrémités.

Gscheidlen nous a décrit et figuré les fibrilles terminales qui courent dans la substance dite cémentaire et qui présentent des varicosités là où les fibres musculaires s'écartent les unes des autres. Cette observation est incomplète : les fibrilles nerveuses sont situées souvent entre les fibres musculaires, mais elles s'infléchissent à un moment donné, puis se terminent dans la gaîne contractile par une belle tache motrice (fig. 14 à 26) ; l'existence de cette tache a été méconnue par Gscheidlen ou prise peut-être pour une varicosité se trouvant sur le trajet des fibrilles.

Hansen, sur des centaines de coupes qu'il fit, observa seulement dans une seule coupe deux taches motrices : plus heureux que lui, je puis renverser les proportions et dire que dans les bonnes préparations faites par dissociation, je vois bien distinctement et dans une seule préparation des centaines de magnifiques taches motrices. Ces préparations sur les terminaisons nerveuses dans les muscles lisses de la sangsue se mettent ainsi sur le même rang que celles sur les terminaisons nerveuses dans les fibres striées de l'anguillule.

Examinons de plus près la constitution et la situation de la tache motrice. La fibre terminale est généralement, au moins vers sa périphérie, perpendiculaire à la fibre musculaire qu'elle innerve, elle traverse la membrane ou la lame périphérique de la fibre lisse et s'épanouit aussitôt en une plaque large et longue, d'une épaisseur égale au tiers et à la moitié de la gaîne contractile. Entre cette plaque ou tache motrice et le cylindre protoplasmique, il subsiste toujours une cloison de la gaîne contractile. La forme et la grandeur de cette tache motrice varient d'après les diamètres de la fibre musculaire : relativement grande sur le corps de la fibre, elle est petite lorsqu'elle se trouve sur l'extrémité fusiforme de la fibre (fig. 15, *c*). Cette tache n'est pas homogène ; déjà à l'aide des lentilles ordinaires, on y observe un certain nombre de grosses granulations qui se laissent encore résoudre par les lentilles apochromatiques en des granulations plus petites (fig. 14-26). Je crois que la fibre terminale se divise en autant de fibrilles qu'il y a de granulations et que celles-ci ne sont que le renflement terminal de cette fibrille : il n'est pas possible de prouver absolument par l'observation cette opinion, mais on voit souvent avec évidence ce que

les figures 14, 16, 17, 20 et 23 représentent, c'est-à-dire la division en plusieurs fibrilles. La fibre terminale, les fibrilles qui la continuent et surtout les granulations de la plaque sont colorées intensément par l'or, tandis que toutes les substances qui entourent ces parties nerveuses, que la substance contractile de la gaîne qui entoure la plaque et pénètre entre les granulations, sont restées parfaitement incolores. Je dois donc admettre que la substance nerveuse et par suite l'incitation nerveuse motrice s'arrêtent là, dans la tache motrice, pour se continuer plus loin dans la substance musculaire par l'onde contractile. Je ne pourrais préciser davantage les rapports anatomiques entre l'élément musculaire et l'élément nerveux.

Ce que j'affirmai pour les terminaisons nerveuses dans les fibres musculaires du tube digestif et celles des vaisseaux contractiles, je puis le dire ici avec plus d'assurance encore : la tache motrice n'est pas appliquée sur la gaîne contractile, elle y *pénètre ;* jamais elle n'est en contact avec le cylindre protoplasmatique et encore moins avec le noyau ou le nucléole ; elle se trouve sur tous les points du trajet de la longue fibre musculaire jusqu'à l'extrémité fusiforme de cette fibre. J'affirme ces faits d'une manière absolue pour les avoir vus tels avec évidence un nombre considérable de fois. Plusieurs auteurs, après avoir décrit le mode d'innervation des muscles lisses dans une espèce d'animal, ont généralisé leurs observations en les étendant à l'innervation des muscles lisses de tous les animaux. Je ne les suivrai pas dans cette voie, quoique j'en ai peut-être plus de droit qu'eux, vu que l'observation chez la sangsue est plus facile, plus nette et dès lors plus concluante pour le micrographe consciencieux qui brigue son imagination et ses idées *à priori* par la certitude de l'avoir vu. Je demande simplement à ceux qui observeront dans d'autres espèces animales un mode de terminaison nerveuse dans les fibres lisses différent de celui que je décris, de ne pas dire qu'il en est de même chez la sangsue, je les prie de contrôler d'abord à l'aide des mêmes méthodes mes observations et de démontrer avant que ce qui a été vu et décrit par moi était artificiel.

Lorsque j'étudiai l'innervation de ces faisceaux de fibres lisses volontaires, j'y observai à tous les niveaux un si grand nombre de taches motrices, que j'admets sans peine qu'elles sont en nombre suffisant pour que chaque fibre musculaire en possède une en propre ; l'examen de mes préparations entraîne la conviction de ce fait. Même, les taches motrices me parurent être

plus nombreuses que les fibres musculaires, et dès lors je me suis efforcé de poursuivre toutes les fibres suffisamment isolées et dans plusieurs cas, je pourrais peut-être dire dans tous les cas, où la fibre était isolée complètement, j'ai rencontré une tache motrice à deux niveaux différents d'une même fibre. Ces deux taches sont très rarement assez rapprochées l'une de l'autre; elles sont placées à une distance assez considérable et elles se trouvent souvent vers les deux extrémités de la fibre.

Y a-t-il souvent ou toujours deux taches motrices? Y en a-t-il parfois plus? Je pense que la présence de deux taches n'est pas rare, je pense qu'elles peuvent être plus nombreuses. Les taches multiples sont-elles la terminaison de fibres nerveuses qui proviennent d'un même centre nerveux ou de centres nerveux différents? Quelle est la signification de cette innervation multiple? Ce sont là autant de questions sur lesquelles l'observation ne m'a encore donné aucun renseignement positif; je ne m'arrêterai donc pas davantage à proposer et à discuter les interprétations différentes dont elles sont susceptibles; j'entreprendrai plutôt des recherches nouvelles, me rappelant le mot si vrai d'Arago, qu' « un seul fait bien observé est plus profitable à la science que mille hypothèses. »

En terminant, je réunis ici les différentes propositions que j'ai formulées d'après mes observations personnelles et qui sont éparpillées dans le corps de ce travail.

CONCLUSIONS.

I. — Il existe dans le tube digestif de la sangsue une couche musculaire longitudinale, située à l'intérieur de la couche musculaire circulaire déjà connue. Elle est formée d'après le même modèle que celle-ci et constituée par des fibres musculaires lisses, grêles, à cylindre protoplasmique, légèrement aplaties, longues, distantes les unes des autres; elles sont munies sur tout leur parcours de branches latérales nombreuses et elles se ramifient à leurs extrémités : par ces branches et ramifications, ces fibres longitudinales sont fréquemment anastomosées entre elles et forment de la sorte un réseau contractile continu (fig. 1).

II. — Les extrémités des fibres musculaires de la couche circulaire présentent assez souvent une ramification plus nombreuse que celle indiquée par Ranvier et Vignal : les branches de bifurcation se divisent et se subdivisent encore (fig. 2 *a*). Les bandes musculaires transversales qui entourent le tube digestif n'appartiennent pas à la couche musculaire circulaire et se classent parmi les muscles lisses volontaires.

III. — Outre le nerf intestinal découvert chez les sangsues par Brandt, lequel nerf court sur la face inférieure du canal digestif et lui envoie des rameaux ainsi qu'à ses cavités cœcales, il existe chez cet animal deux nerfs analogues, possédant des cellules ganglionnaires, qui occupent la partie médiane de la face supérieure du tube digestif. Le système viscéral est donc formé par trois nerfs principaux, un nerf ventral, le plus volumineux, et deux nerfs dorsaux. Ces trois nerfs sympathiques, longitudinaux, émettent des branches latérales sur tout leur parcours et principalement en face des culs-de-sac : à

ce niveau, le nerf ventral envoie de chaque côté une branche nerveuse transversale, et les deux nerfs dorsaux une branche du côté externe seulement. Les rameaux nerveux supérieurs et inférieurs vont à la rencontre les uns des autres; ils se divisent, se subdivisent et s'anastomosent entre eux; ils portent sur divers points de leur trajet des cellules ganglionnaires : ils forment ainsi le plexus fondamental ganglionnaire (fig. 3).

IV. — Le plexus fondamental ganglionnaire, analogue au plexus myentérique des vertébrés, est situé entre la couche circulaire et la couche longitudinale (fig. 2 *d*).

V. — Une même fibre musculaire circulaire est croisée par plusieurs travées du plexus fondamental et côtoyée par un nombre encore plus grand de fibres du plexus périphérique ; elle reçoit de ces deux plexus au moins une, parfois plusieurs fibres terminales à tache motrice : cette tache est formée par de nombreux petits granules, et se trouve dans la partie périphérique de la gaîne contractile. La fibre circulaire reçoit, en outre, plusieurs fibrilles terminales qui ne présentent pas de renflement à leurs extrémités (fig. 4, 4ᴬ, 5 et 6).

VI. — La tunique musculaire des vaisseaux contractiles de la sangsue est constituée par une couche externe circulaire, qui est la plus développée, et par une couche interne oblique et longitudinale. C'est une même fibre musculaire lisse qui forme ces deux couches contractiles : en effet, la fibre circulaire, dans laquelle se trouve le noyau, passe à un moment donné, soit sans bifurcation, soit après une bifurcation unique ou répétée, simple ou multiple, sous les fibres circulaires voisines, devient ainsi oblique et longitudinale sur une étendue parfois très considérable. Toute la couche interne longitudinale se forme ainsi par les extrémités des fibres musculaires de la couche externe circulaire. Cette seule et même fibre musculaire, lorsqu'elle se contracte, déterminera simultanément le rétrécissement et le raccourcissement du vaisseau (fig. 8, 9, 11 et 12).

VII. — Des nerfs vaso-moteurs aboutissent aux vaisseaux contractiles longitudinaux en des endroits différents; ils se ramifient dans la tunique adventice de ces vaisseaux et de leurs branches collatérales, s'anastomosent entre eux et forment ainsi un plexus unique qui doit être considéré comme le plexus tertiaire, périphérique ou terminal; il est à mailles allongées et assez grandes; c'est un plexus nerveux non

ganglionnaire, car on n'observe nulle part des cellules nerveuses. De toutes les travées de ce plexus partent des fibrilles latérales qui se terminent, après un trajet généralement court, par un petit renflement, d'ordinaire en forme de bouton, dans la partie périphérique de la gaîne contractile de la fibre musculaire. Cette tache motrice ovoïde n'occupe aucune place fixe par rapport aux différentes régions de la fibre musculaire et se trouve dans les deux couches musculaires sur un point quelconque des fibres dont chacune reçoit en propre une fibre nerveuse terminale (fig. 7 à 12).

IX. — Les nerfs moteurs qui se rendent aux muscles lisses volontaires de la sangsue ne possèdent pas de cellules ganglionnaires à leur périphérie ; ils se ramifient sans s'anastomoser et les fibres nerveuses qui en résultent se terminent par une petite plaque granuleuse située dans la partie périphérique de la gaîne contractile de la fibre musculaire. Cette plaque ou tache motrice n'est jamais en contact soit avec le nucléole, soit avec le noyau, soit avec le cylindre protoplasmique ; de plus, elle peut se trouver sur tous les points de la longueur de la fibre. Ces plaques s'observent en telle abondance que chaque fibre musculaire peut en posséder au moins une ; même, sur les fibres que j'ai pu poursuivre dans tout leur parcours j'ai constaté la présence de deux taches motrices (fig. 14 à 27).

Ce sont là les conclusions auxquelles m'ont amené les observations faites jusqu'à ce jour ; il me semble que je pourrais les présenter comme thèses annexées à ce mémoire d'après les prescriptions de la loi ; toutefois, pour me conformer aux habitudes tant belges qu'étrangères, je les résume en quelques propositions plus brèves mais, par cela même, à sens parfois trop absolu et trop général.

THÈSES.

I. — Il existe dans le tube digestif de la sangsue une *couche musculaire longitudinale*, située à l'intérieur de la couche musculaire circulaire déjà connue ; elle est formée par des fibres lisses à ramifications et anastomoses nombreuses.

II. — Le système nerveux viscéral qui entoure le tube digestif de la sangsue est formé par *trois nerfs longitudinaux*, un nerf ventral (nerf de Brandt) et deux nerfs dorsaux.

III. — Le plexus fondamental ganglionnaire formé par les branches latérales des trois nerfs longitudinaux, est situé *entre* la couche musculaire circulaire et la couche musculaire longitudinale.

IV. — La fibre musculaire de la couche circulaire reçoit des plexus fondamental et périphérique une, parfois *plusieurs* fibres terminales à tache motrice et, en outre, plusieurs fibrilles terminales sans tache motrice.

V. — La tunique musculaire des vaisseaux contractiles de la sangsue se compose d'une couche externe circulaire et d'une *couche interne* longitudinale. La fibre circulaire passe à un moment donné sous les fibres circulaires voisines, devient ainsi oblique et longitudinale : *une seule et même fibre forme donc ces deux couches musculaires* et détermine par sa contraction le rétrécissement et le raccourcissement du vaisseau.

VI. — Les nerfs vaso-moteurs de la sangsue forment dans la tunique adventice de la paroi vasculaire *un plexus périphérique non ganglionnaire;* de ce plexus nerveux se dégagent des fibres se terminant par une tache motrice ovoïde *dans la partie périphérique* de la gaîne contractile, sur un point quelconque du trajet de la fibre musculaire.

VII. — Les nerfs moteurs des muscles volontaires de la sangsue présentent à leur périphérie une *arborisation non ganglionnaire*, et chaque branche se termine par une *tache motrice granuleuse* dans la partie périphérique de la gaîne contractile. Les taches motrices, parfois au nombre de *deux* sur une même fibre musculaire, se placent sur un point quelconque du trajet de la fibre, et ne sont jamais en contact ni avec le nucléole, ni avec le noyau, ni avec le cylindre protoplasmique.





EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Fig. 1. Gross. Zeiss G, 4. Quatre fibres de la couche musculaire longitudinale du tube digestif. Noyau; cylindre protoplasmique; gaîne contractile; ramifications et anastomoses.

Fig. 2. Gross. Zeiss G, 4. Cinq fibres de la couche musculaire circulaire avec plexus fondamental ganglionnaire sous-jacent et plexus périphérique. *a*, extrémité d'une fibre, sa division et sa subdivision en un grand nombre de branches; *b*, branche qui se soude à la fibre par beaucoup de petites branches; *c*, cylindre protoplasmique à granules réunis en petits amas; *d*, *d'*, nerfs du plexus fondamental; *e*, fibre du plexus périphérique avec varicosité.

Fig. 3. Gross. Zeiss A, 1. *a* et *b*, nerfs dorsaux longitudinaux du tube digestif; *c*, nerf ventral (Brandt); *d*, cellules ganglionnaires; *e*, anastomoses entre les deux nerfs dorsaux; *f*, *f'*, branches latérales supérieures; *g*, *g'*, branches latérales inférieures; *h*, plexus fondamental ganglionnaire.

PLANCHE II.

Fig. 4. Gross. Zeiss A, 4. *a*, nerf ventral; *b*, fibre musculaire circulaire; *c*, branche nerveuse latérale; *d*, autre branche qui se dégage du nerf *a*; *e*, tronc nerveux fourni par un des nerfs dorsaux; *f*, plexus fondamental ganglionnaire; A, première fibre terminale à tache motrice; B, deuxième; C, troisième; D, quatrième.

Fig. 4*a*. *A*, *B*, *C* et *D* avec Gross. de Zeiss L, 4.

Fig. 5. Gross. Zeiss G, 4. *a*, travée du plexus fondamental; *b*, fibre nerveuse qui donne à la fibre musculaire *f* la fibre terminale à tache motrice *c*;

d, d', d'', d''', autres fibres terminales partant de b, et ne présentant pas de renflement terminal.

Fig. 6. Gross. Zeiss G, 4. *a*, travée nerveuse qui donne la fibrille terminale *b* à la fibre musculaire *c; d*, fibre du plexus périphérique avec fibrille terminale *e*, et ramifications *f* et *g*.

PLANCHE III.

Fig. 7. Gross. Zeiss A, 1. Vaisseau contractile latéral *a*, avec des branches latérales a', a'', a''' et a'''' ; b, b', b'', nerfs vaso-moteurs qui se ramifient sur le vaisseau ; *c*, couche musculaire circulaire.

Fig. 8. Gross. Zeiss G, 4. Lambeau de la paroi contractile d'une branche latérale. *a*, couche musculaire circulaire ; *b*, couche musculaire oblique et longitudinale ; c, c', c'', etc., bifurcations de la fibre circulaire et passage de ses branches dans la couche interne ; d, d', d'', d''', fibres circulaires qui deviennent obliques sans division ; e, e', nerf qui envoie les fibrilles terminales avec tache motrice f, f', f'', f''', etc.

Fig. 9. Gross. Zeiss G, 4. *a*, couche circulaire ; *b*, fibre longitudinale ; *c*, fibre circulaire qui se divise en trois branches et dont la branche *e* reçoit la fibre terminale ; *d*, fibre nerveuse qui innerve cinq fibres musculaires voisines.

Fig. 10. Gross. Zeiss L, 4. Tube étiré du microscope grand modèle de Zeiss. a, a', a'', trois fibres circulaires ; *b*, cylindre protoplasmique ; *c*, gaîne contractile ; *d*, fibre nerveuse ; *e* et e', fibres terminales avec bouton.

Fig. 11. Gross. Zeiss G, 4. *a*, couche circulaire ; *b*, fibre musculaire qui se bifurque à deux niveaux différents ; *c*, fibre nerveuse ; *d*, fibre terminale à bouton ; *e*, fibre terminale sans bouton.

Fig. 12. Gross. Zeiss G, 4. *a*, fibre musculaire circulaire qui se bifurque, s'anastomose avec la fibre *c* et forme l'ouverture d'une branche vasculaire latérale ; *b*, fibre musculaire qui se divise en trois branches en b' ; *d*, fibre nerveuse ; *e*, fibrille terminale qui se termine en b' à l'angle de ramification de la fibre *b*.

Fig. 13. Gross. Zeiss G, 4. Paroi musculaire du vaisseau latéral vue du côté interne. a, a', a'', a''', travées du plexus nerveux situé en dessous ;

b, b', etc., fibres circulaires; la fibre circulaire c devient oblique en c'; la fibre d en d'; la fibre f en f', etc.

PLANCHE IV.

Fig. 14. Gross. Zeiss G, 4. a, branche nerveuse motrice des muscles volontaires; b, fibre musculaire; c, fibre terminale, fibrilles et tache motrice.

Fig. 15. Gross. Zeiss G, 4. a, branche nerveuse, qui donne les fibres terminales aux fibres b, b', b'', b'''; b'', extrémité fusiforme d'une fibre sur laquelle se trouve la petite tache motrice.

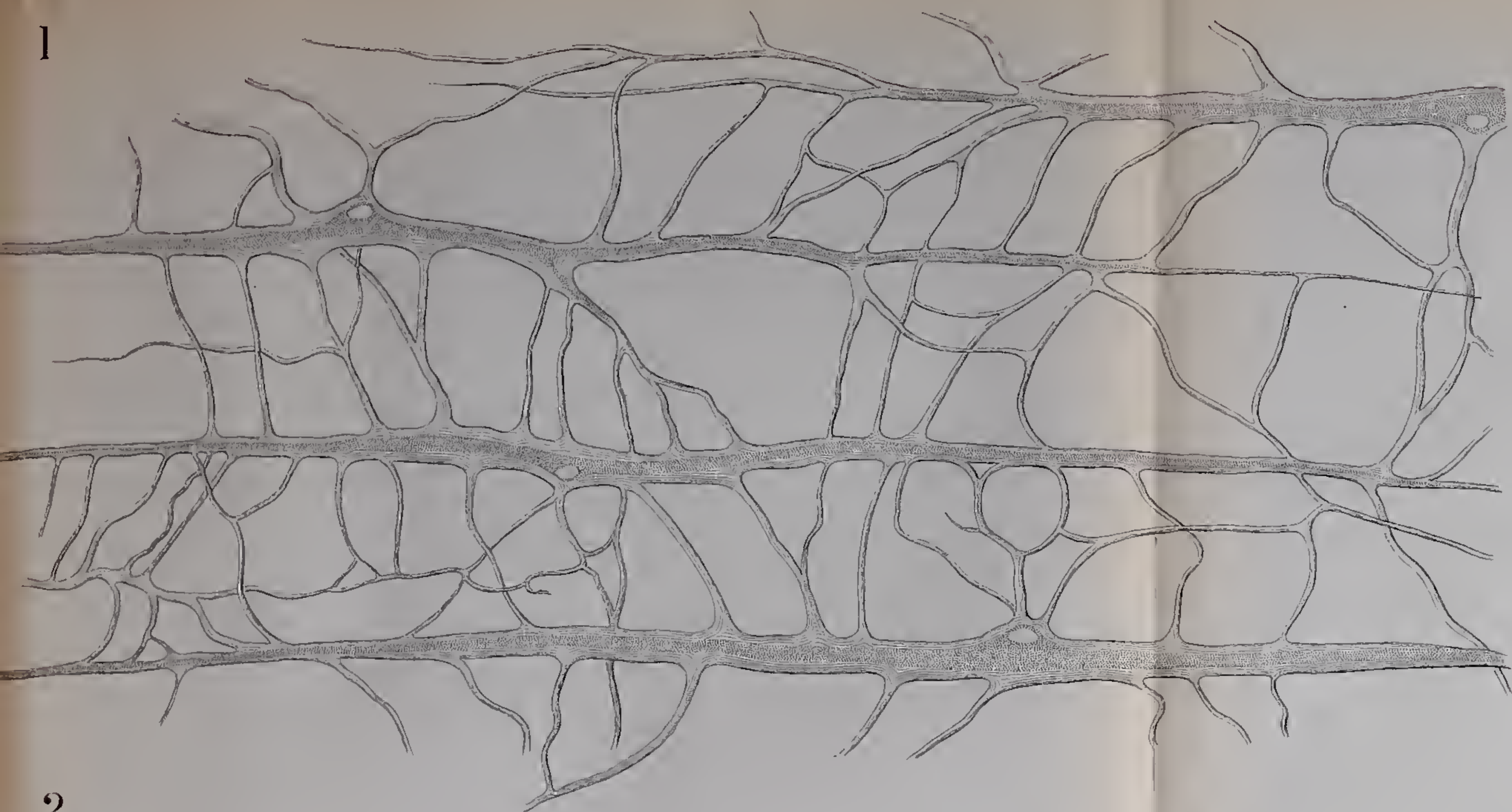
Fig. 16. Gross. L, 4. a, nerf; b, fibre musculaire; c, tache motrice.

Fig. 17. Gross. L, 4. a, a', a'', a''', fibres musculaires; b, fibre nerveuse qui se résout en quatre fibrilles terminales avec tache motrice.

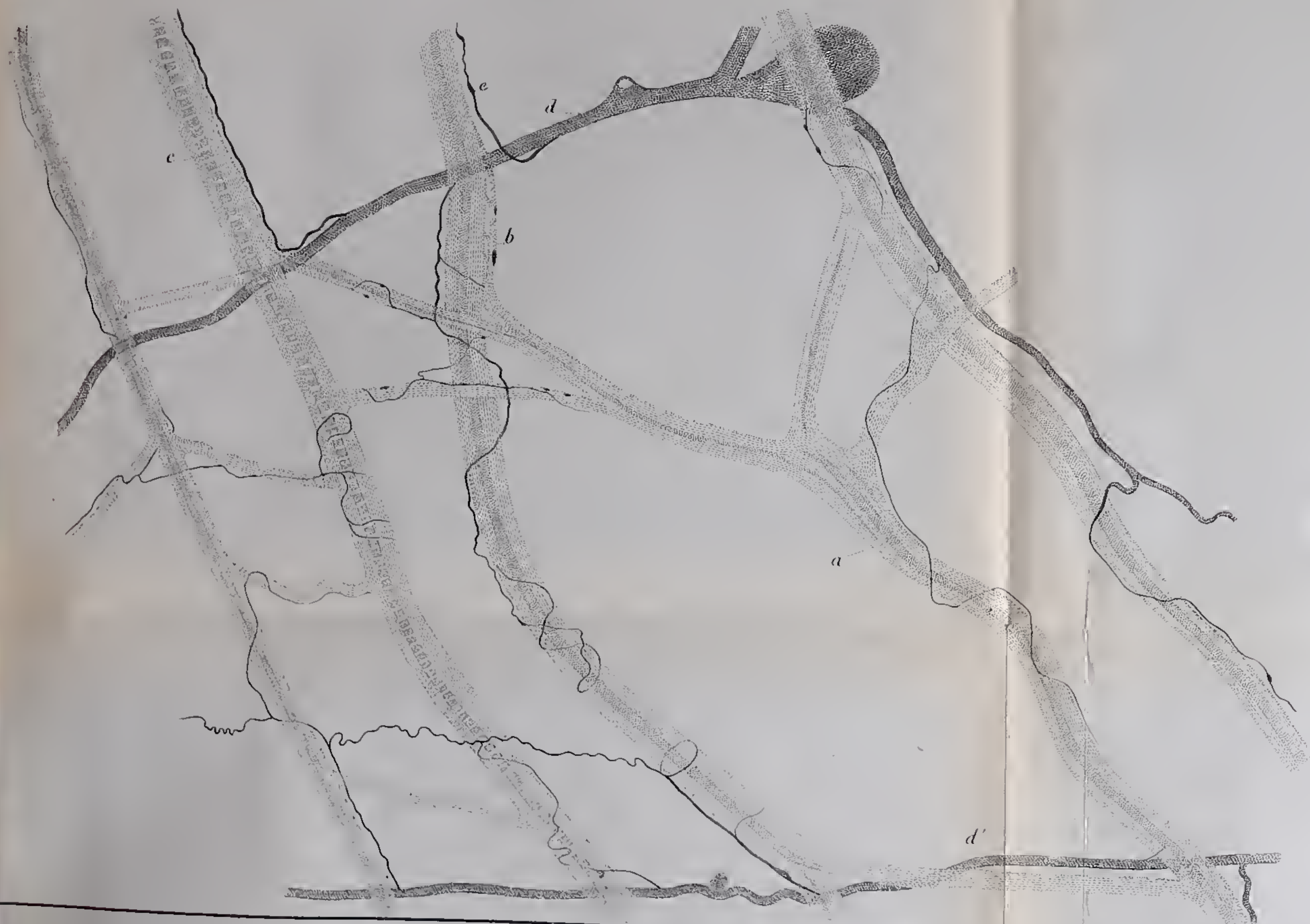
Fig. 18, 19, 20, 21 et 22. Gross. L, 4. Différentes formes de taches motrices.



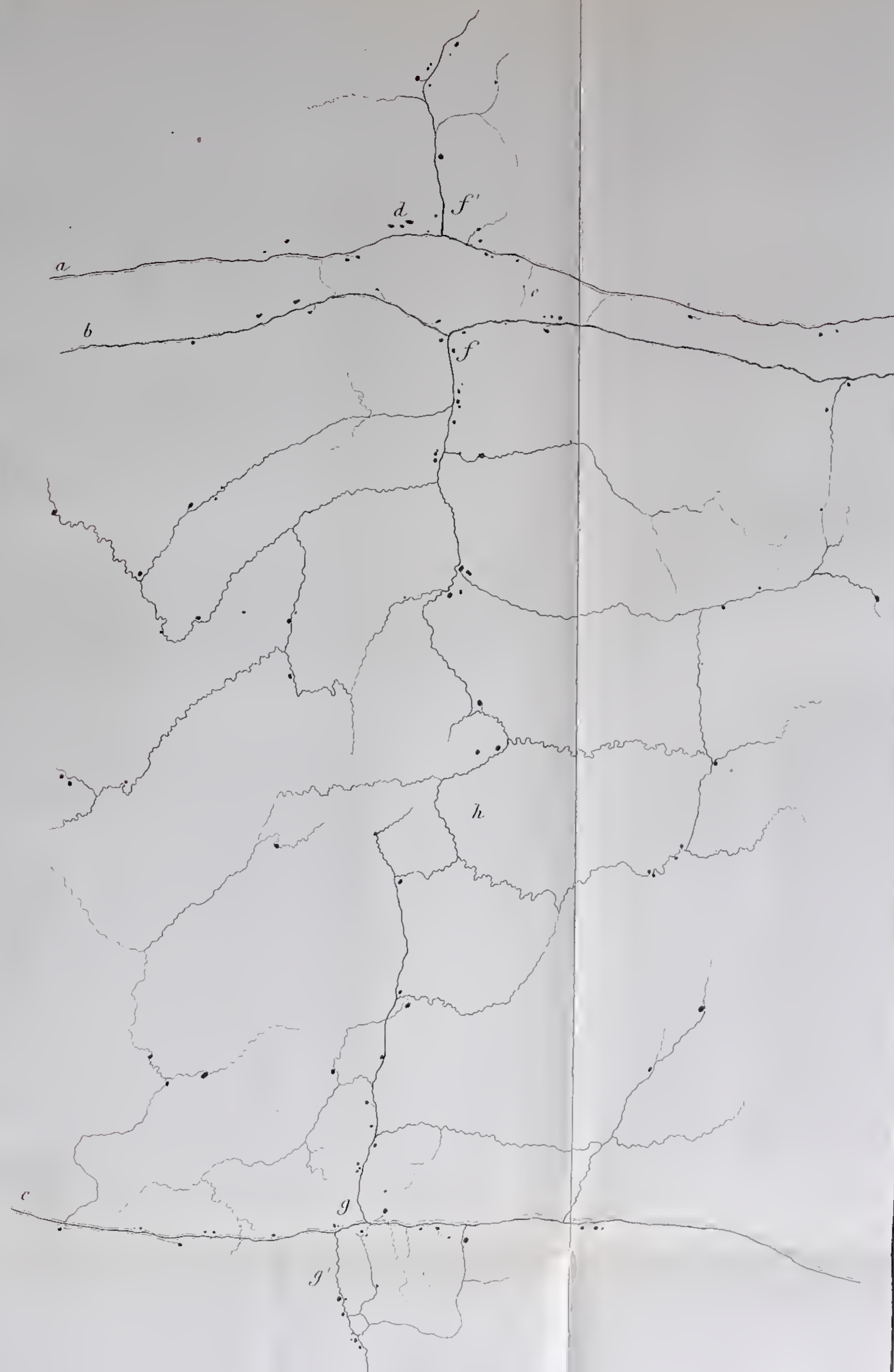
1



2



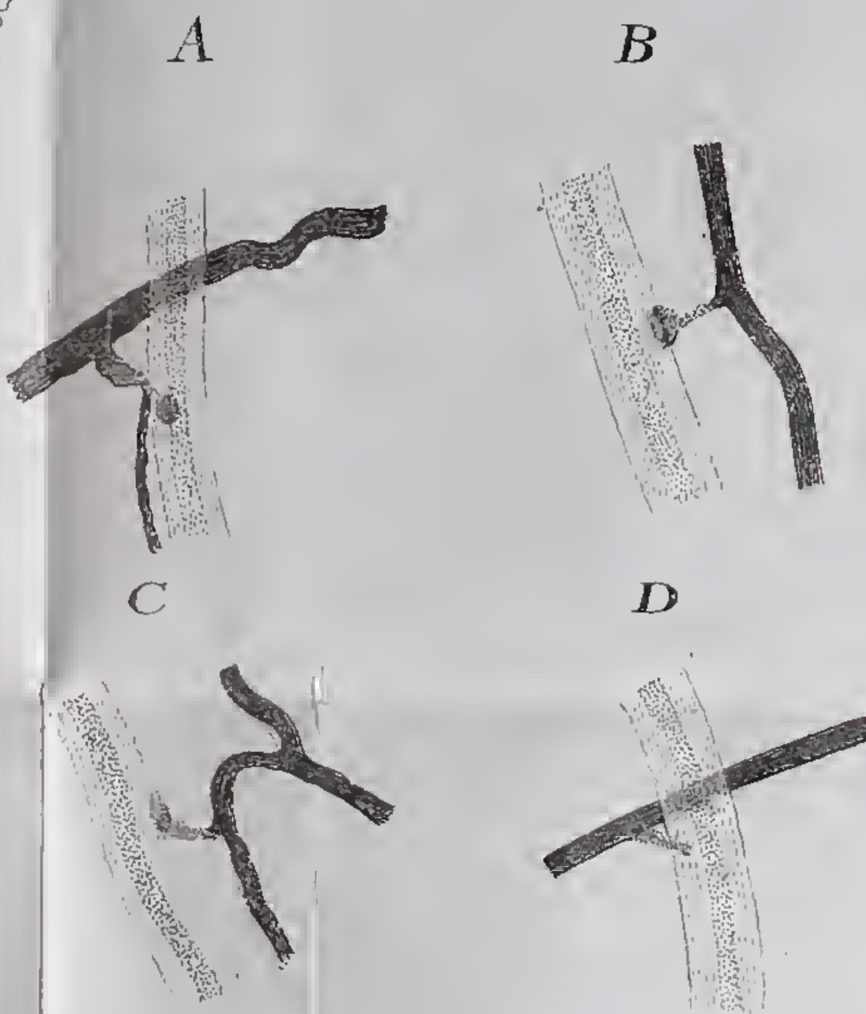
3

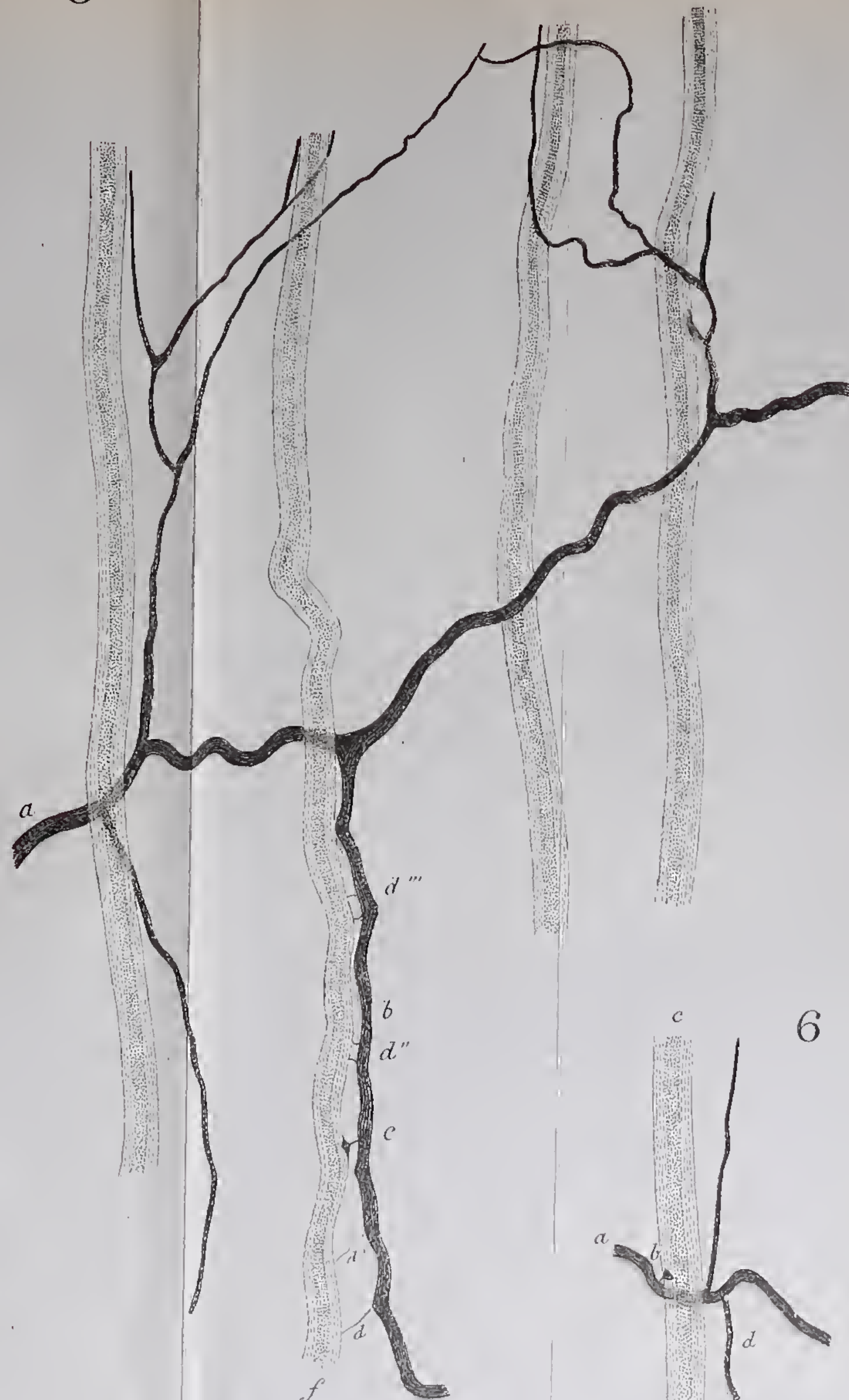


Lith. E. Guyot, Bruxelles

4

a
b
c
d
e
f
A
B
C
D

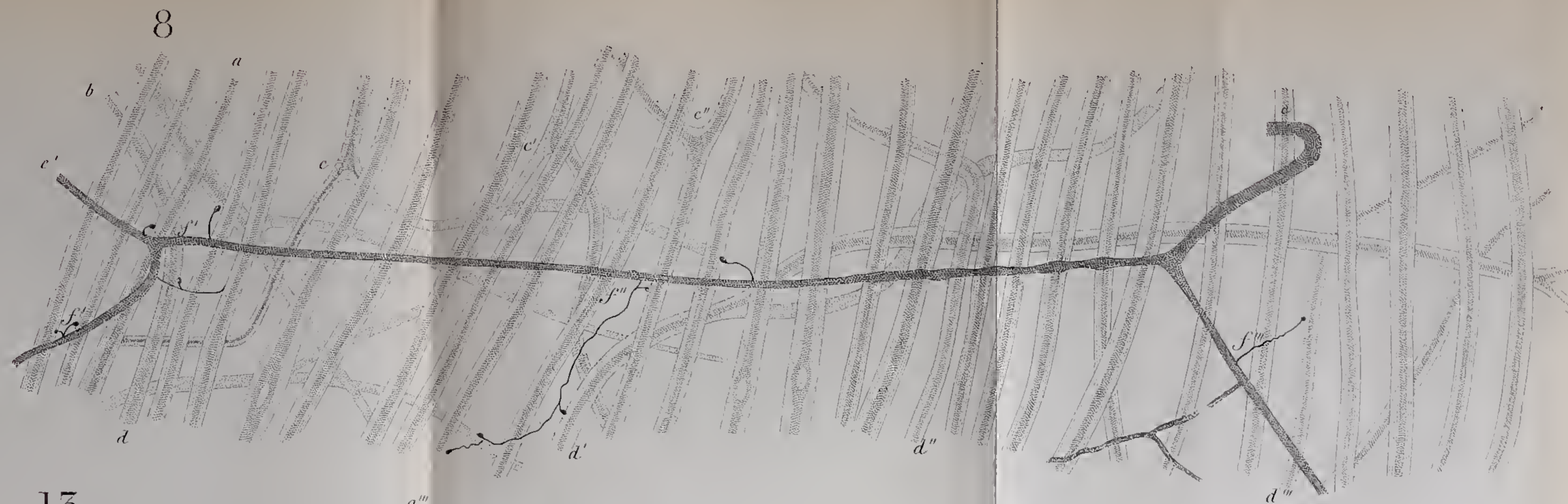


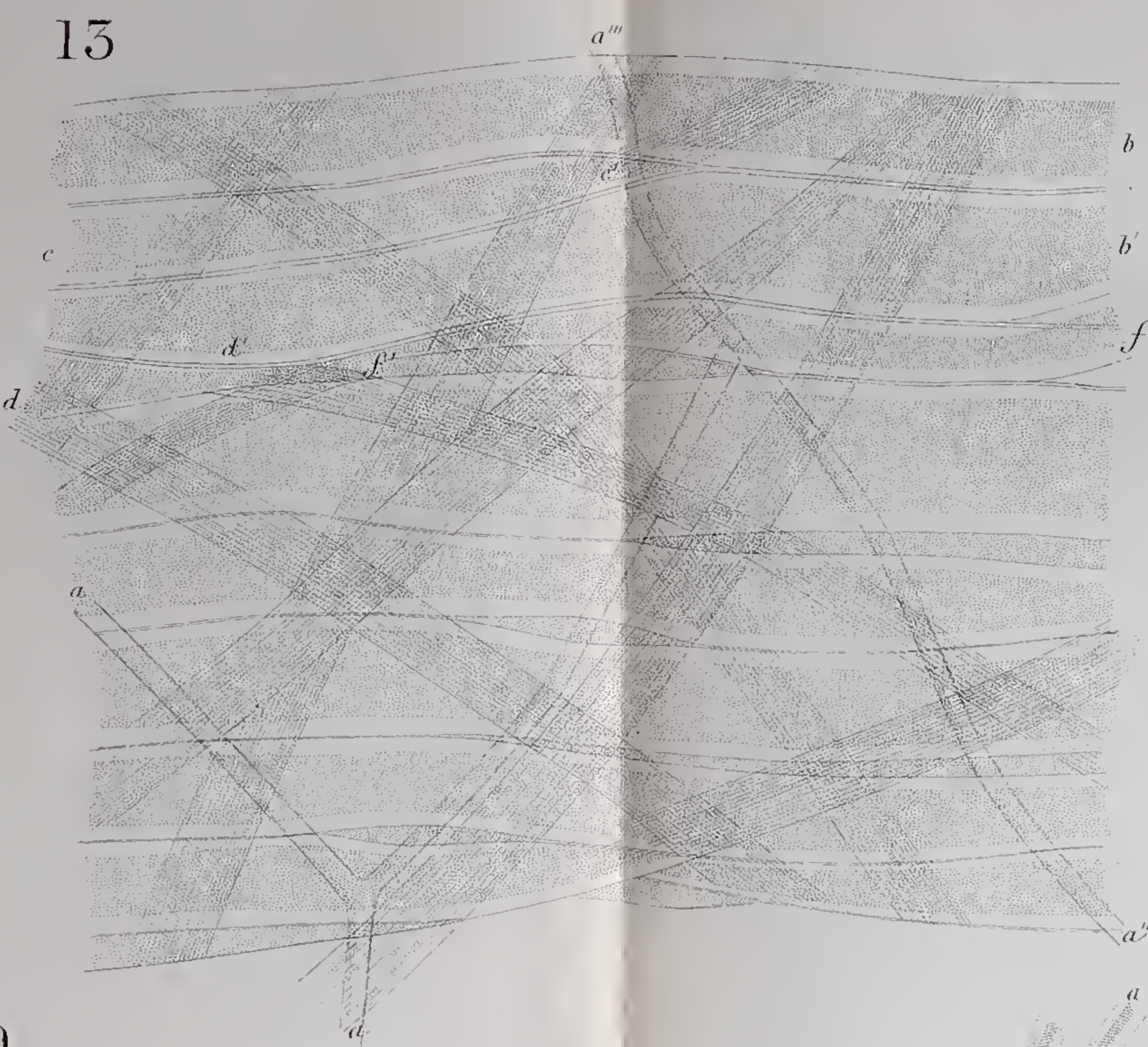


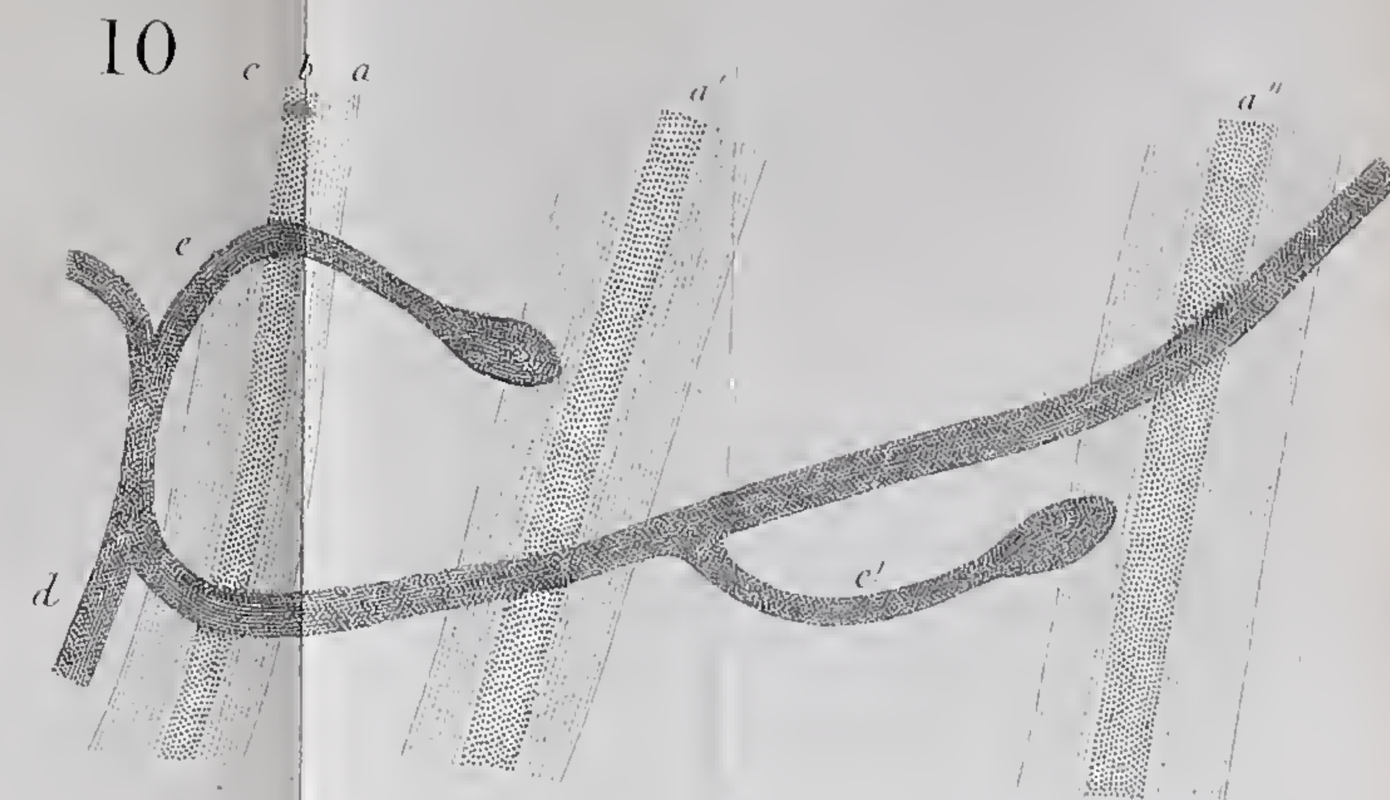


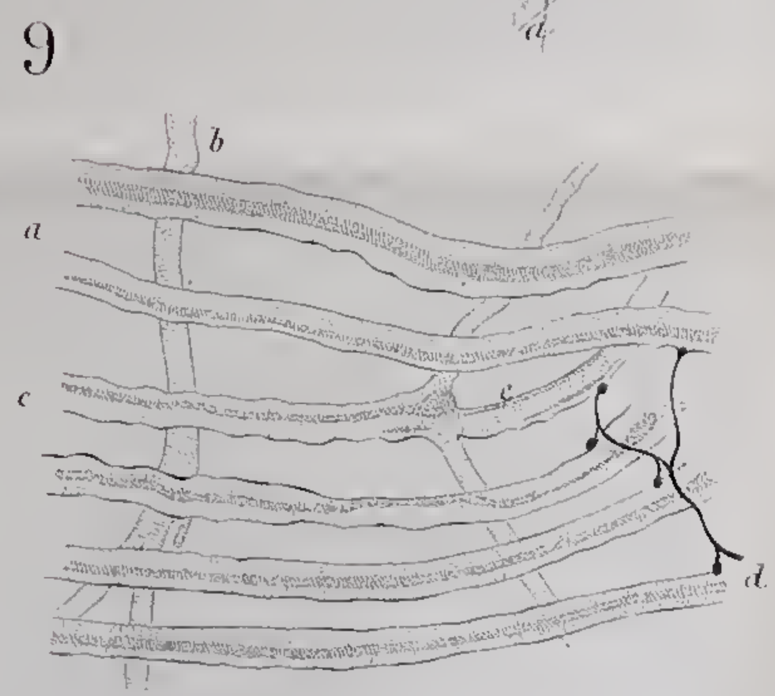
Lith. E. Guyot, Bruxelles

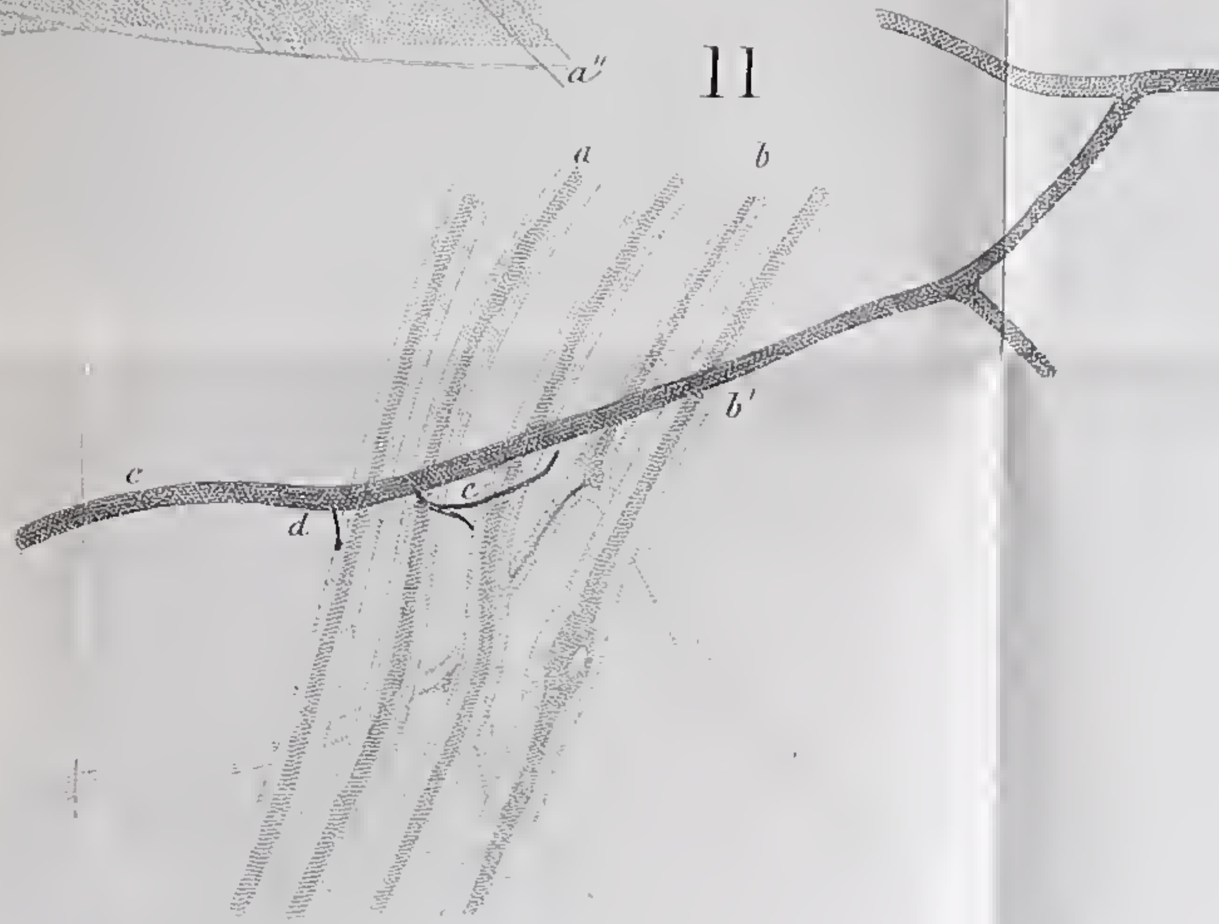


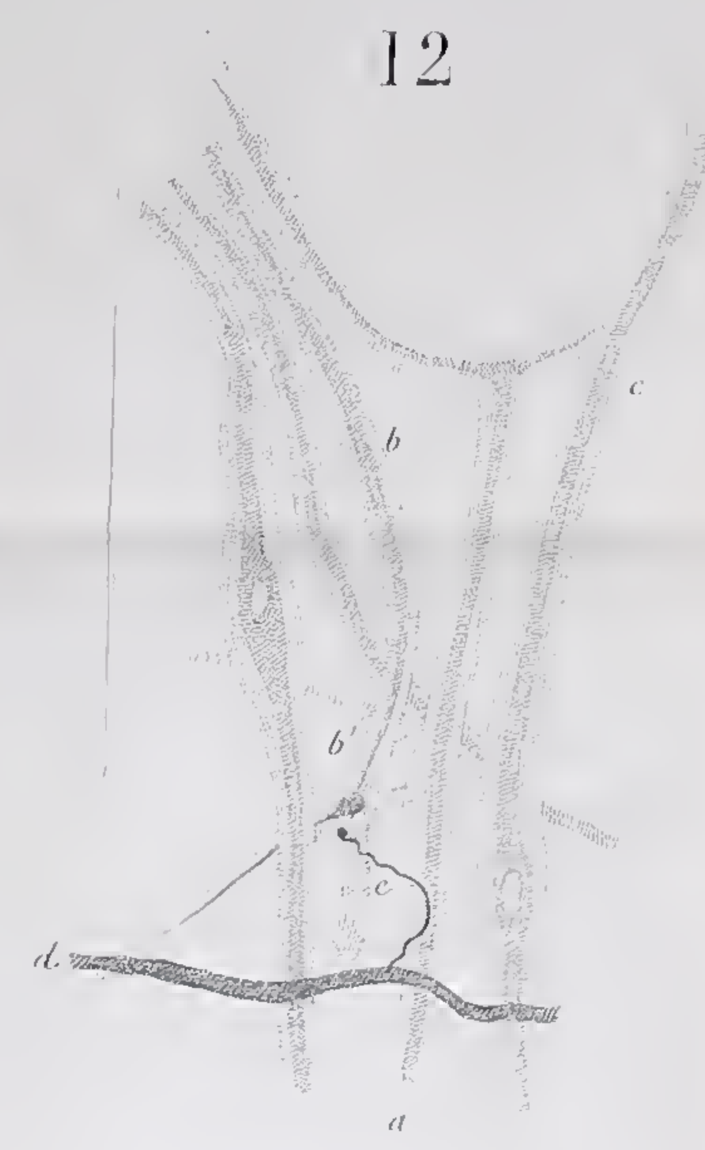








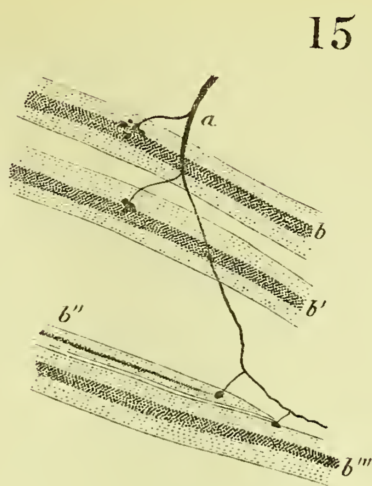




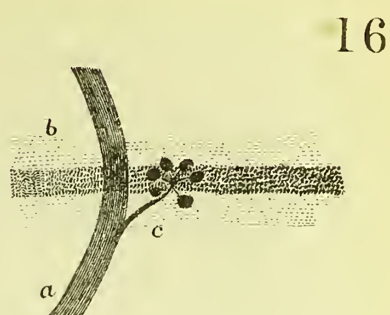
Lith. E. Guyot, Bruxelles



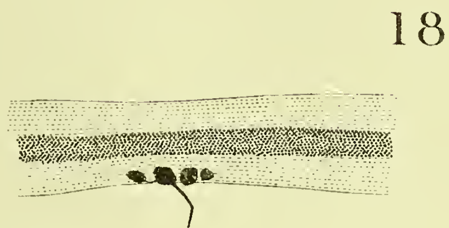
14

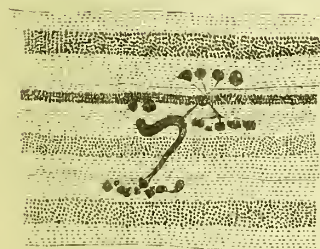


15

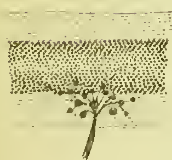


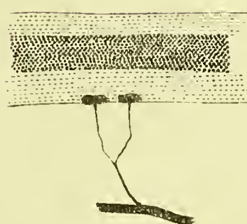
16

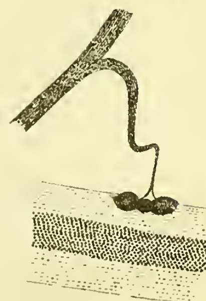

18


17


19


20


21


22